



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

LICENCIATURA EN CIENCIAS AMBIENTALES

Escuela Nacional de Estudios Superiores,
Unidad Morelia

Heterogeneidad del paisaje como reguladora de
la distribución de palmas en un bosque tropical
perennifolio: Patrones espaciales y factores que
los controlan.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

LICENCIADA EN CIENCIAS AMBIENTALES

P R E S E N T A

KATIA VIANNEY MIRANDA GALLEGOS

DIRECTOR DE TESIS: DR. GUILLERMO IBARRA MANRÍQUEZ.
CO-DIRECTOR DE TESIS: DR. JORGE CORTÉS FLORES.

MORELIA, MICHOACÁN.

ENERO, 2021.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

LICENCIATURA EN CIENCIAS AMBIENTALES

Escuela Nacional de Estudios Superiores,
Unidad Morelia

Heterogeneidad del paisaje como reguladora de
la distribución de palmas en un bosque tropical
perennifolio: Patrones espaciales y factores que
los controlan.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

LICENCIADA EN CIENCIAS AMBIENTALES

P R E S E N T A

KATIA VIANNEY MIRANDA GALLEGOS

DIRECTOR DE TESIS: DR. GUILLERMO IBARRA MANRÍQUEZ.
CO-DIRECTOR DE TESIS: DR. JORGE CORTÉS FLORES.

MORELIA, MICHOACÁN.

ENERO, 2021.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES, UNIDAD MORELIA
SECRETARÍA GENERAL
SERVICIOS ESCOLARES

MTRA. IVONNE RAMÍREZ WENCE
DIRECTORA
DIRECCIÓN GENERAL DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR
PRESENTE

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la **sesión ordinaria 06** del **Comité Académico** de la Licenciatura en Ciencias Ambientales de la Escuela Nacional de Estudios Superiores (ENES) Unidad Morelia celebrada el día **08 de junio del 2020**, acordó poner a su consideración el siguiente jurado para la presentación del Trabajo Profesional del alumno (a) **Katia Vianney Miranda Gallegos** de la Licenciatura en **Ciencias Ambientales**, con número de cuenta **416063460**, con la tesis titulada: **"Heterogeneidad del paisaje como reguladora de la distribución de palmas en un bosque tropical perennifolio: Patrones espaciales y factores que los controlan"**, bajo la dirección como **tutor** del Dr. Guillermo Ibarra Manríquez y como **co-tutor** el Dr. Jorge Cortés Flores.

El jurado queda integrado de la siguiente manera:

Presidente: Dr. Fernando Pineda García
Vocal: Dra. María Lourdes González Arqueros
Secretario: Dr. Jorge Cortés Flores
Suplente: Dra. Silvana Martén Rodríguez
Suplente: M. en C. Ma. Guadalupe Cornejo Tenorio

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Morelia, Michoacán a 08 de octubre del 2020.

DRA. YESENIA ARREDONDO LEÓN
SECRETARIA GENERAL

CAMPUS MORELIA

Apartado Postal 27-3 (Santa Ma. De Guido), 58090, Morelia, Michoacán
Antigua Carretera a Pátzcuaro N° 8701, Col. Ex Hacienda de San José de la Huerta
58190, Morelia, Michoacán, México. Tel: (443)689.3500 y (55)56.23.73.00, Extensión Red UNAM: 80614
www.enesmorelia.unam.mx

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

A la **Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM)** y la **Escuela Nacional de Estudios Superiores, Unidad Morelia** por los recursos, herramientas y espacios de colaboración otorgados durante mi carrera universitaria.

A la **Coordinación de la Licenciatura en Ciencias Ambientales** por su acompañamiento en mi proceso de formación como profesionista.

Al **Laboratorio de Interacciones Bióticas en Hábitats Alterados** por las valiosas experiencias y el conocimiento brindando durante mi servicio social.

Al **Laboratorio de Ecología y Sistemática Vegetal** por brindarme un espacio de estudio y gratas experiencias durante el desarrollo de este trabajo.

A la **Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas** por ofrecerme las condiciones necesarias durante mi salida a campo.

Al **Dr. Armando Navarrete Segueda** por su gran apoyo, confianza, paciencia, y por las herramientas y el conocimiento compartido para que este trabajo fuera posible.

Al **Dr. Guillermo Ibarra Manríquez** por aceptar ser mi tutor, por brindarme su apoyo y conocimiento, y por el financiamiento para la recolección de datos.

Al **Dr. Jorge Cortés Flores** por ser mi co-tutor y brindarme su apoyo y conocimiento.

A la **Dra. Lourdes González Arqueros** por sus importantes contribuciones a mi trabajo.

A los miembros del jurado: **Dr. Fernando Pineda García, Dra. Silvana Martén Rodríguez, Mtra. Ma. Guadalupe Cornejo Tenorio, Dra. Lourdes González Arqueros y Dr. Jorge Cortés Flores** por sus sugerencias que enriquecieron bastante mi trabajo.

A **Santiago Sinaca Colín, Estefanía Acosta, Santiago Xolo y Armando Xolo** por su apoyo en campo.

A la **Secretaría de Educación Pública (SEP)** y a la **UNAM** por el apoyo económico a través de la Beca de Manutención-UNAM y de los Programas de Alta Exigencia Académica (PAEA) y Fortalecimiento Académico de los Estudios de Licenciatura (PFEL).

A la **Coordinación Nacional de Becas de Educación Superior (CNBES)** y a la **Dirección General de Cooperación e Internacionalización (DGEI)** por la Beca de Capacitación en Métodos de Investigación SEP-UNAM, que me permitió realizar una estancia académica en el extranjero.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Al **bosque de Los Tuxtlas** por mostrarme tanto en cada recorrido.

A **mi familia** por brindarme su amor incondicional y apoyo en cada paso que doy.

A **mis amigos y compañeros de vida** por su compañía y enseñanzas.

Dedico esta tesis a la vida por darme tanto

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	3
INTRODUCCIÓN.....	5
Filtrado ambiental en el bosque tropical perennifolio.....	5
Heterogeneidad ambiental y distribución de especies.....	5
Evaluación de la distribución de especies en ambientes heterogéneos	9
Bosque tropical perennifolio de Los Tuxtlas.....	9
Preguntas de investigación, hipótesis, predicciones y objetivos.....	11
MÉTODOS	13
Área de estudio	13
Caracterización de la heterogeneidad ambiental.....	14
Muestreo de vegetación.....	16
Análisis de datos	18
RESULTADOS	19
Variación de componentes abióticos y bióticos en las unidades ambientales	19
Variación en el ensamblaje de palmas entre las unidades ambientales.....	22
Composición y abundancia del ensamblaje de palmas bajo el contexto de la heterogeneidad ambiental.....	25
DISCUSIÓN	27
Heterogeneidad del paisaje y unidades ambientales	27
Reguladores de la variación en el ensamblaje de palmas entre las unidades ambientales	27
Relaciones multifactoriales entre la heterogeneidad ambiental y su efecto en el ensamblaje de palmas a escala de paisaje.....	30
CONCLUSIONES.....	32
IMPLICACIONES DEL ESTUDIO	33
REFERENCIAS	34

RESUMEN

La heterogeneidad ambiental (HA) representa uno de los factores más importantes que influyen en la distribución de las especies vegetales, sin embargo, los estudios que han probado su efecto en los bosques tropicales perennifolios se han centrado en los árboles, dejando de lado otros elementos estructuralmente importantes como las palmas. El objetivo de este estudio fue identificar, a escala del paisaje, el efecto de la configuración espacial de los componentes abióticos (disponibilidad de agua y fertilidad del suelo, precipitación y relieve) y bióticos (abundancia, biomasa y diversidad de árboles) en la variación espacial de la presencia y abundancia de las especies del ensamblaje de palmas en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, en el estado de Veracruz, México. Para ello, se estratificó el paisaje con base en atributos geopedológicos (*i.e.*, geomorfología y suelo) para obtener unidades ambientales (UAs) con componentes abióticos y bióticos contrastantes. En cada unidad ambiental (UA) se establecieron tres parcelas de 20 × 50 m. En cada parcela se censaron e identificaron, a nivel de especie, todas las palmas con altura ≥ 1 m o en estado reproductivo, y todos los árboles con un diámetro a la altura del pecho (DAP) (1.3 m) ≥ 10 cm. Así mismo, se hizo una calicata para la descripción del perfil del suelo; se cuantificaron parámetros de relieve, obtenidos a partir de un modelo digital de elevación a escala 1:20,000; y se integraron los datos climáticos generados por interpolación de estaciones meteorológicas de la región. Se realizaron comparaciones múltiples de medias y curvas de rango-abundancia para probar si las UAs capturaban las diferencias en abundancia, composición y diversidad del ensamblaje de palmas, y la HA. Posteriormente, se realizó un análisis de componentes principales (PCA) para identificar las variables ambientales con posible efecto en la distribución de las palmas. Con los datos obtenidos del PCA se realizó un análisis de correspondencia canónica (CCA) para evaluar la relación entre la HA y la variación espacial de la abundancia y composición del ensamblaje de palmas. El ensamblaje de palmas mostró variación significativa en su abundancia y su riqueza entre las UAs; *Astrocaryum mexicanum* fue la especie más abundante en todas las UAs. Las UAs fueron distintas en parámetros de suelo y topografía, pero no en abundancia, biomasa y diversidad de la comunidad arbórea. El PCA mostró que las variables asociadas con el almacén de agua en el suelo, y la relación entre la elevación y la precipitación anual son los principales componentes que diferencian a las UAs del bosque

analizado. El CCA mostró que el contenido de arcilla, la pendiente, el porcentaje de fragmentos gruesos y la relación entre la elevación y la precipitación anual, regularon la presencia de especies de palmas entre UAs. Las especies que respondieron a los factores mencionados fueron *Bactris mexicana*, *Chamaedorea elatior* y *C. ernesti-augusti*. El CCA basado en abundancia de palmas mostró que este parámetro es influenciado por la interacción de la densidad de árboles y las pendientes abruptas, y la interacción de la riqueza de árboles y los fragmentos gruesos en el suelo. Las especies que respondieron a los factores mencionados fueron *C. alternans*, *C. elatior*, *C. ernesti-augusti* y *C. tepejilote*. Los resultados indican que la integración sistemática, basada en geomorfología y suelo, de los componentes abióticos y bióticos permite evaluar el efecto multivariado de la HA en la abundancia y la composición del ensamblaje de palmas. Debido a que las UAs integran diferentes componentes del ecosistema, y tienen el potencial de incorporar aspectos sociales (*e.g.*, uso de suelo), este enfoque representa una herramienta útil para el análisis y planificación del manejo de sistemas socioecológicos a escala de paisaje.

ABSTRACT

Environmental heterogeneity (EH) represents one of the most important factors influencing the plant species distribution across landscape, however, studies in tropical evergreen forests have focused on the effect of EH on tree structure, leaving aside other elements structurally important such as palms. The objective of this study was to identify, at the landscape scale, the effect of the spatial configuration of the abiotic (soil-water availability, soil fertility, precipitation and relief) and biotic (abundance, biomass and diversity of trees) components on the spatial variation of palm assemblage (presence and abundance) in Los Tuxtlas Tropical Biology Station, in the state of Veracruz, Mexico. The landscape was stratified based on geopedological attributes (*i.e.*, geomorphology and soil) to obtain environmental units (EUs) with contrasting abiotic and biotic components. In each environmental unit (EU) three plots of 20 × 50 m were established. All palms of ≥ 1 m height or in reproductive state were census and identified at the species level. Similarly, all trees with a ≥ 10 cm diameter at breast height (dbh) (1.3 m) were registered. A pit was dug for soil profile description. Topography parameters were obtained from a digital elevation model at a scale of 1:20,000. Climatic data were generated by interpolation of meteorological stations in the region. Multiple comparisons of means and range-abundance curves were performed to test whether EUs differ in diversity, abundance and composition of the palm assemblage, and in EH. A principal component analysis (PCA) was carried out to identify the environmental variables with a possible effect on the distribution of the palms. With the variables identified by the PCA, a canonical correspondence analysis (CCA) was performed to evaluate the relationship between EH and the spatial variation of the palm assemblage (composition and abundance). The palm assemblage showed significant variation in its abundance and its richness among the EU; *Astrocaryum mexicanum* was the most abundant species in all units. The EUs were different in abiotic components (soil and topography), but not in richness and abundance of the tree community. The PCA showed that variables related to water availability in the soil, as well as the relationship between elevation and annual precipitation, are the main components that differentiate the EUs of the analyzed forest. The CCA showed that clay content, the slope, the percentage of coarse fragments and the relationship between elevation and annual precipitation, regulated the presence of palm species between EUs. The species that responded were *Bactris mexicana*, *Chamaedorea elatior* and *C. ernesti-augusti*.

The CCA based on palm abundance showed that this parameter is influenced by the interaction of tree density and steep slopes, and of tree richness and coarse fragments in the soil. The species that responded to these factors were *C. alternans*, *C. elatior*, *C. ernesti-augusti* and *C. tepejilote*. The results indicate that landscape stratification, based on soil and geomorphology, allows evaluating the multivariate effect of EH on the composition and abundance of palm species. Because EUs integrate different components of the ecosystem and have the potential to incorporate social aspects (*e.g.*, land use), this approach represents a useful tool for the analysis and planning of management of socio-ecological systems at the landscape scale.

INTRODUCCIÓN

Filtrado ambiental en el bosque tropical perennifolio

Existen diversas hipótesis que buscan explicar los patrones de distribución de las especies (Chave *et al.*, 2002; Wright, 2002). Una de ellas, la hipótesis de los filtros ambientales plantea que los componentes abióticos actúan como un “filtro” de especies, al limitar su establecimiento o su supervivencia en sitios particulares del ecosistema (Cavender-Bares *et al.*, 2009). Este proceso puede promover la formación de diferentes mosaicos ambientales, en los que existe una correspondencia entre las especies presentes y los componentes abióticos a lo largo del paisaje (MacMillan y Shary, 2009) (Figura 1).

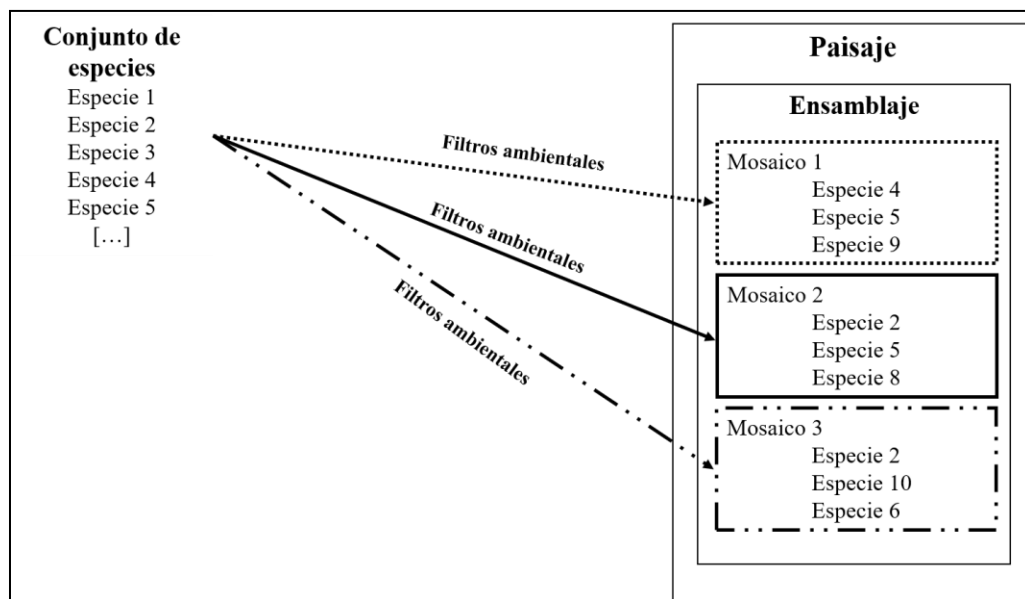


Figura 1. Filtrado ambiental a escala de paisaje. Cada tipo de línea indica diferencias en uno o varios componentes abióticos (*e.g.*, precipitación, pendiente o nutrientes en el suelo). Modificado de Keddy (1992).

Heterogeneidad ambiental y distribución de especies

Bajo la hipótesis de filtrado ambiental, los patrones espaciales de la vegetación pueden ser explicados si se considera el efecto de la configuración espacial de los componentes abióticos

(*e.g.*, clima, geología, suelo y topografía) y bióticos (*e.g.*, cobertura del suelo y vegetación), sobre la presencia y la abundancia de las especies (Dalling *et al.*, 2016; Keddy, 1992). Estos componentes se encuentran estrechamente relacionados a lo largo del paisaje (Tylianakis *et al.*, 2008) y su variación produce distintos mosaicos ambientales (Figura 2). En consecuencia, el número y la combinación de estos mosaicos da forma a la heterogeneidad ambiental (HA) (Stein y Kreft, 2014).

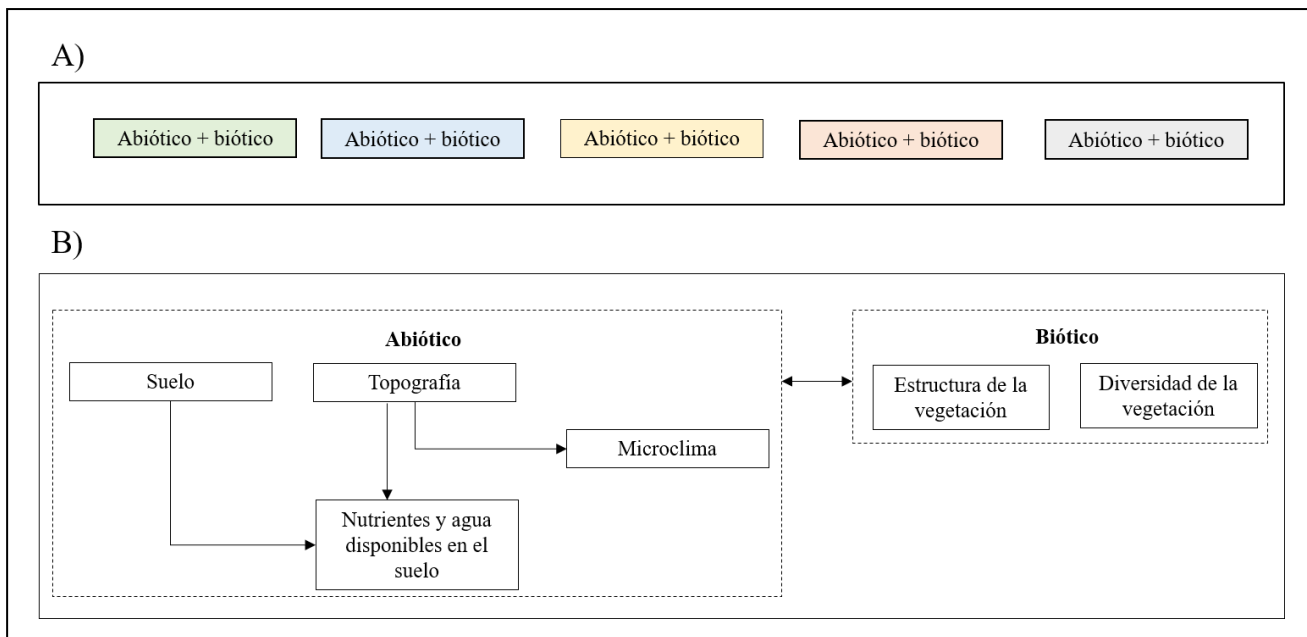


Figura 2. A) Heterogeneidad ambiental a escala de paisaje. El conjunto de mosaicos en el paisaje es representado por la suma de distintas unidades ambientales, diferenciadas por el color de cada recuadro. Cada unidad ambiental representa una porción relativamente homogénea en sus componentes abióticos y bióticos; los distintos colores indican cambios significativos en al menos uno de los componentes ambientales. B) Componentes abióticos y bióticos (delimitados por las líneas punteadas) y las posibles relaciones (flechas) que pueden anidarse al interior de cada unidad ambiental. Modificado de Sollins (1998) y Stein y Kreft (2014).

La HA ha sido reportada como el principal regulador de los patrones espaciales en las comunidades vegetales (Ali, *et al* 2019a; Chapin III, 2003; Dalling *et al.*, 2016; Stein y Kreft, 2014). Los componentes ambientales que regulan la distribución de especies varían en función de la escala, a escala global y regional, el clima es el principal regulador (Chapin III, 2003; Chapin III *et al.*, 2011). A escala de paisaje (10-104 km²), la topografía tiene un papel fundamental en la diferenciación del hábitat (Clark *et al.*, 1996), por su efecto en la variación de otros componentes como: i) el microclima (Bennett *et al.*, 2020; Perrigo *et al.*, 2020; Svenning, 2001a), ii) la formación del suelo (Chapin III *et al.*, 2011; Jenny, 1941) y iii) el almacén de agua y nutrimentos en el suelo para las plantas (Baldeck *et al.*, 2013; Brown *et al.*, 2013). El suelo es particularmente importante a escala del paisaje, ya que la variación de sus propiedades (*e.g.*, el contenido de nutrientes, el pH, la retención de agua) tienen efecto sobre la distribución espacial de la vegetación (Baldeck *et al.*, 2013; John *et al.*, 2007; Laurance *et al.*, 1999).

La relación entre la HA y los patrones espaciales de la vegetación se ha comprobado principalmente en ecosistemas paleárticos (Stein y Kreft, 2014), por lo tanto, existen escasos estudios en los bosques tropicales perennifolios (BTPs) (Denslow *et al.*, 2019; Lundholm, 2009). La información acerca de dicha relación en este tipo de bosques es crucial, ya que su gran biodiversidad se encuentra fuertemente amenazada por la deforestación y el cambio de uso de suelo (Couvreur *et al.* 2011; Gibbs *et al.*, 2010). En este sentido, el entendimiento de la forma en que la vegetación se asocia y responde a componentes ambientales en los BTPs, puede servir de base para la predicción de las posibles respuestas de los organismos ante los cambios en su ambiente (Stroud y Thompson, 2019), lo cual es fundamental para el diseño de planes de manejo o actividades de restauración ecológica dentro de contextos ambientales heterogéneos.

La mayoría de los estudios enfocados a entender la compleja relación que existe entre la HA y los patrones de distribución de la vegetación en los BTPs, se han centrado en el efecto de componentes abióticos como el relieve y el suelo (*e.g.*, Erskine *et al.*, 2006; Gentry, 1988; Huston, 1980; John *et al.*, 2007). Estudios recientes, que han integrado de forma espacialmente explícita tanto componentes abióticos como bióticos, se han enfocado en explicar los patrones espaciales de las comunidades arbóreas (*e.g.*, Ali *et al.*, 2019a, 2019b; Denslow *et al.*, 2019), sin

considerar otros elementos estructuralmente importantes en la dinámica de los BTPs, como las palmas (Gentry, 1988).

Las palmas son uno de los elementos estructurales más diversos y abundantes en los BTPs (Couvreur *et al.*, 2011; Rodrigues *et al.*, 2014). Se ha documentado que la variación espacial de la diversidad y estructura del ensamblaje de palmas puede influir en diversos parámetros de la comunidad arbórea (Boukili y Chazdon, 2017). La mayoría de los trabajos dirigidos a explicar la abundancia, composición y riqueza de las palmas, se han enfocado en el efecto regulador del componente abiótico. Al respecto se ha reportado que, en los BTPs, el clima, la estructura de la vegetación, la hidrología, la química de suelos y la topografía, son componentes que desempeñan un papel determinante en los patrones espaciales de diversidad y de estructura de las palmas, a escala de paisaje (Eiserhardt *et al.*, 2011). Respecto al efecto del componente biótico, Rodrigues *et al.* (2014) documentaron un efecto negativo de la abundancia de árboles sobre las palmas, lo que se ha relacionado con la competencia por luz y nutrientes en el suelo (Alves *et al.*, 2010; Svenning, 2001b). Por otro lado, debido a que cada especie de palma tiene requerimientos particulares, se ha reportado una respuesta diferencial en su presencia (Kristiansen *et al.*, 2012) y abundancia (Cámara-Leret *et al.*, 2017) a la variación espacial de los componentes abióticos y bióticos.

La evaluación simultánea del efecto de los componentes abióticos y bióticos, sobre las palmas, a escala de paisaje, solamente ha sido llevada a cabo en los estudios de Svenning (2001a) y de Rodrigues *et al.* (2014). En el primero de éstos, se indica que la distribución de palmas está influenciada por la presencia de claros, la profundidad del suelo y la topografía, mientras que en el segundo, se reporta que las palmas responden a la interacción de la estructura arbórea con la textura del suelo y la topografía. Estos estudios demuestran el efecto multifactorial de los componentes abióticos y bióticos, sin embargo, al ser pocos, el efecto de la interacción de ambos componentes sobre la distribución de palmas aún no es bien conocido, especialmente bajo el contexto de la amplia HA de los BTPs.

Evaluación de la distribución de especies en ambientes heterogéneos

Como se indicó previamente, el estudio de la variación espacial de la comunidad vegetal en los BTPs requiere del análisis simultáneo de los componentes abióticos y bióticos que dan forma al conjunto de mosaicos ambientales (Zonneveld, 1989). Dichos componentes pueden ser anidados en unidades ambientales (UAs) basadas en relieve y suelo (Zinck, 2012) (Figura 2). Este enfoque ha demostrado ser efectivo para identificar la variación de los componentes ambientales y su efecto sobre las comunidades vegetales en este tipo de bosques (Denslow *et al.*, 2019; Navarrete-Segueda *et al.*, 2018).

Existen varios enfoques para la delimitación de UAs, los cuales integran las formas del relieve y el suelo, cada uno de ellos con mayor énfasis en distintos componentes del paisaje. El enfoque geopedológico integra, simultáneamente, a las geoformas y el tipo de suelo para la estratificación del terreno (Zinck, 2012). Adicionalmente, este enfoque tiene el potencial de integrar aspectos sociales, por lo que puede ser aplicado en el análisis de conflictos y planificación del territorio (Zinck *et al.*, 2016).

Bosque tropical perennifolio de Los Tuxtlas

El bosque tropical perennifolio (BTP) de la región de Los Tuxtlas, se localiza en el límite norte de la distribución de este bioma en el continente americano. Esta zona es una de las más deforestadas de México a causa del cambio de uso de suelo, por lo que el estudio detallado de la variación espacial del ensamblaje de palmas y sus determinantes a escala del paisaje, es fundamental para entender la ecología vegetal de este ecosistema y generar información que incida en un manejo y protección de su biodiversidad (Bonilla-Moheno y Aide, 2020). En particular, se ha sugerido que el BTP de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (EBT) presenta un conjunto de mosaicos de estructura y composición que puede estar asociado con las variaciones en la geología, el relieve y el suelo (Ibarra-Manríquez *et al.*, 1997). Además, la EBT presenta un gradiente de elevación de aproximadamente 500 m, el cual podría tener efecto en las condiciones microclimáticas (Perrigo *et al.*, 2020). Respecto al ensamblaje de palmas, a pesar de que su número de especies es bajo, éstas constituyen un elemento estructural importante de este

BTP, ya que son particularmente abundantes en el estrato bajo del bosque (Bongers *et al.*, 1988; Ek-Rodríguez, 2019; Ibarra-Manríquez, 1988; Ibarra-Manríquez *et al.*, 1997).

Para guiar la presente investigación, se diseñó un esquema conceptual que ilustra los componentes abióticos y bióticos con posible efecto sobre la composición y abundancia del ensamblaje de palmas a escala del paisaje (Figura 3). Estos componentes se han reportado como reguladores de la vegetación en otros BTPs (Clark *et al.*, 1999; Eiserhardt *et al.*, 2011; Rodrigues *et al.*, 2014) y se han considerado relevantes en el BTP de la EBT (Ibarra-Manríquez *et al.*, 1997).

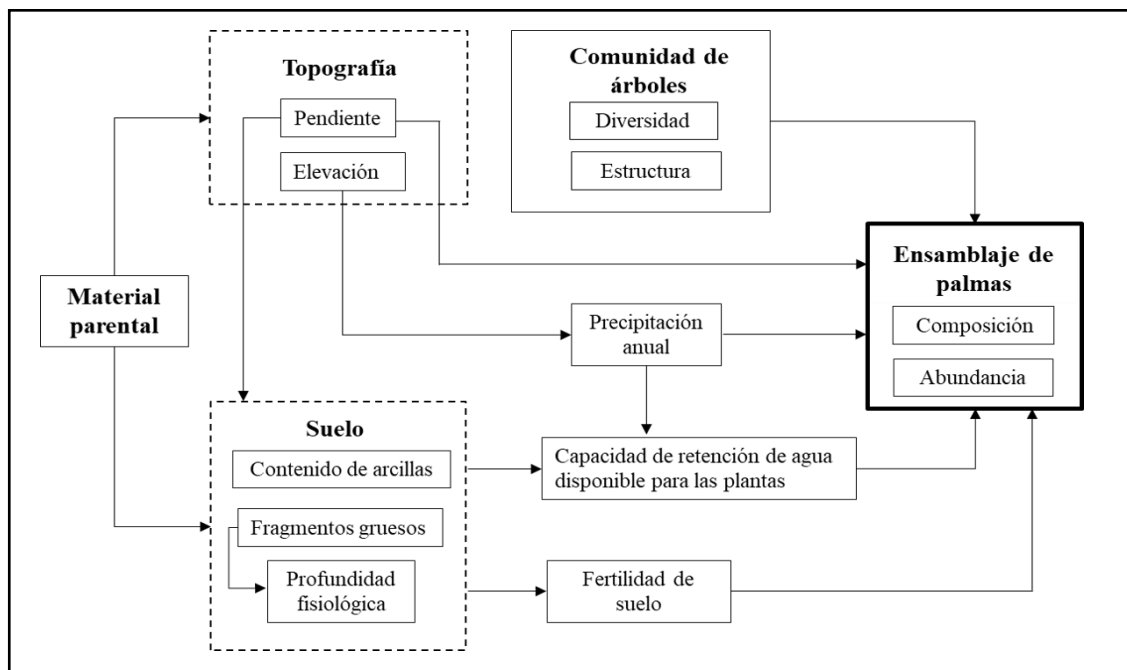


Figura 3. Componentes abióticos y bióticos con posible efecto en el ensamblaje de palmas. Las cajas con líneas punteadas agrupan los componentes de suelo y de topografía, mientras que las flechas indican las relaciones entre cada uno de los componentes.

Preguntas de investigación, hipótesis, predicciones y objetivos

Preguntas

1. ¿Es posible identificar la variación espacial de los componentes abióticos (disponibilidad de agua y fertilidad del suelo, y precipitación) y bióticos (abundancia, biomasa y diversidad de árboles), a escala de paisaje, en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (EBT), a partir de la delimitación de unidades ambientales (UAs) basada en geomorfología y suelo? Estas UAs, ¿permitirán identificar cambios en la abundancia y diversidad del ensamblaje de palmas a escala del paisaje en la EBT?
2. ¿Qué efecto tienen los componentes abióticos y bióticos en la variación espacial de la composición y abundancia del ensamblaje de palmas a escala del paisaje en la EBT?

Hipótesis

Las unidades ambientales, delimitadas con base en geomorfología y el suelo, permitirán estratificar el paisaje de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas en unidades que presenten variación en los componentes abióticos (disponibilidad de agua y fertilidad del suelo, precipitación y relieve) y bióticos (abundancia, biomasa y diversidad de árboles) y, por lo tanto, permitirán identificar variaciones en la abundancia y composición del ensamblaje de palmas.

Predicciones

1. La topografía, por su relación sinérgica con la fertilidad y el almacén de agua en el suelo, y por su efecto en el microclima, regulará la variación espacial de la abundancia y composición del ensamblaje de palmas en la EBT.
2. La variación espacial de la abundancia, biomasa y diversidad de la comunidad arbórea tendrá un efecto negativo sobre la abundancia y composición del ensamblaje de palmas.
3. Se presentarán respuestas diferenciales, en la abundancia y la presencia de las distintas especies de palmas, a la variación espacial de los componentes abióticos y bióticos.

Objetivo general

Identificar el efecto de la configuración espacial de los componentes abióticos (disponibilidad de agua y fertilidad del suelo, precipitación y relieve) y bióticos (abundancia, biomasa y diversidad de árboles) en la variación espacial de la presencia y abundancia de las especies del ensamblaje de palmas a escala del paisaje.

Objetivos particulares

1. Cuantificar la heterogeneidad ambiental en unidades ambientales contrastantes en atributos geopedológicos.
2. Comparar la variación de los componentes abióticos y bióticos en las unidades ambientales.
3. Comparar la abundancia y diversidad del ensamblaje de palmas entre las unidades ambientales.
4. Identificar el efecto de la variación espacial de los componentes abióticos y bióticos sobre la presencia y abundancia de las especies de palmas.

MÉTODOS

Área de estudio

La EBT se localiza dentro de la Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas, Veracruz, México (18°35' N, 95°05' O). El área forma parte de un complejo volcánico del Terciario Superior y Cuaternario Medio (< 7 millones de años), compuesto por andesita basáltica y basalto (Verma *et al.*, 1993), el cual se encuentra bordeado por flujos lávicos del Holoceno (Nelson y Gonzalez-Caver, 1992). La distribución de los materiales geológicos ha creado un paisaje con alta variación topográfica, donde las pendientes oscilan entre 2° y 45°. El clima que predomina en la región, de acuerdo con la clasificación climática de Köppen (García, 2004), es cálido húmedo, con lluvias todo el año (Af); aunque la precipitación disminuye de marzo a mayo, con registros menores del 10 % de la precipitación anual (Figura 4). La temperatura promedio anual (MAT) es de 24.5 °C y la precipitación total anual es de 3,928 mm (SMN, 2010). No obstante, estas dos variables climáticas muestran variación espacial en función de la elevación (Geissert, 2004).

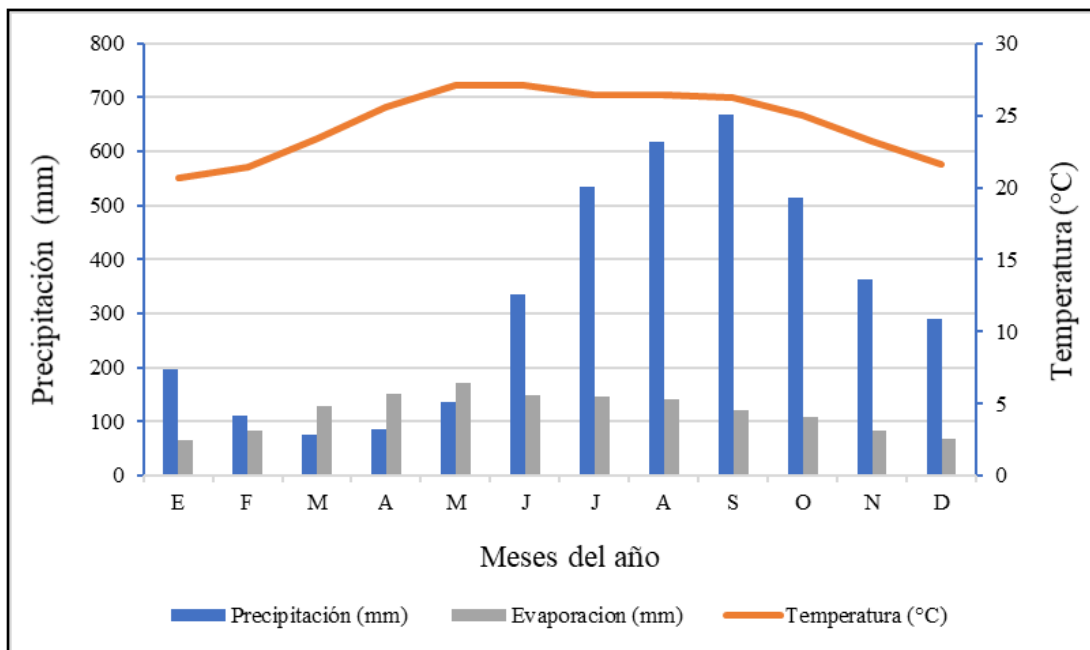


Figura 4. Temperatura, precipitación y evaporación del sitio de estudio, registrados en la estación meteorológica Sontecomapan, entre 1981 y 2010 (SMN, 2010).

El área de estudio es un BTP (Bongers *et al.*, 1988) de 640 ha de superficie. Entre las especies arbóreas más abundantes destacan *Damburneya ambigens* (S.F. Blake) Trofimov, *Guarea glabra* Vahl, *Omphalea oleifera* Hemsl., *Poulsenia armata* (Miq.) Standl., *Pseudolmedia glabrata* (Liebm.) C.C. Berg y *Pterocarpus rohrii* Vahl (Ibarra-Manríquez *et al.*, 1997). Se tienen registradas 11 especies de palmas, de las cuales, *Astrocaryum mexicanum* Liebm. ex Mart., *Chamaedorea alternans* H. Wendl., *C. oblongata* Mart., *C. pinnatifrons* (Jacq.) Oerst. y *C. tepejilote* Liebm., son las más abundantes (Ek-Rodríguez, 2019; Ibarra-Manríquez, 1988; Ibarra-Manríquez *et al.*, 1997). Descripciones breves e imágenes de las especies de palmas pueden ser consultadas en Ibarra-Manríquez (1988) y Cornejo-Tenorio *et al.* (2019).

Caracterización de la heterogeneidad ambiental

Se seleccionaron las cinco UAs más representativas del área de estudio (Figura 5), delimitadas con base en la clasificación morfométrica y el sistema jerárquico de clasificación propuesto por Zinck (1988) (Navarrete-Segueda, datos no publicados). Este enfoque se basa en la integración sistemática de componentes ambientales como el clima, geología, geomorfología, hidrología, cobertura y tipo de suelo, para la estratificación del paisaje y de hábitats potenciales. Las UAs fueron delineadas mediante interpretación visual de las características externas de las formas del paisaje (Zinck *et al.*, 2016), a través de fotografías aéreas a escala 1:20,000 y de un modelo digital de elevación (MDT), generado a partir de curvas de nivel a escala 1:20,000 (INEGI, 2011). Además, se integraron los datos geológicos del área de estudio (Nelson y Gonzalez-Caver, 1992; Verma *et al.*, 1993), así como la elevación, la exposición del terreno y la pendiente, como variables del relieve, por su efecto en la variación espacial de la estructura y diversidad de la vegetación (Baldeck *et al.*, 2013); estas variables se obtuvieron a partir del MDT. También fueron integrados los datos de precipitación, que fueron obtenidos a partir de la interpolación de los valores de precipitación promedio anual de estaciones meteorológicas de la región (González-Arqueros, datos no publicados). La síntesis de las características biofísicas de cada UA se observa en el Cuadro 1. En cada una de éstas se establecieron tres parcelas de 20 × 50 m (0.1 ha), para la cuantificación de las propiedades del suelo, así como de la estructura y diversidad de la vegetación.

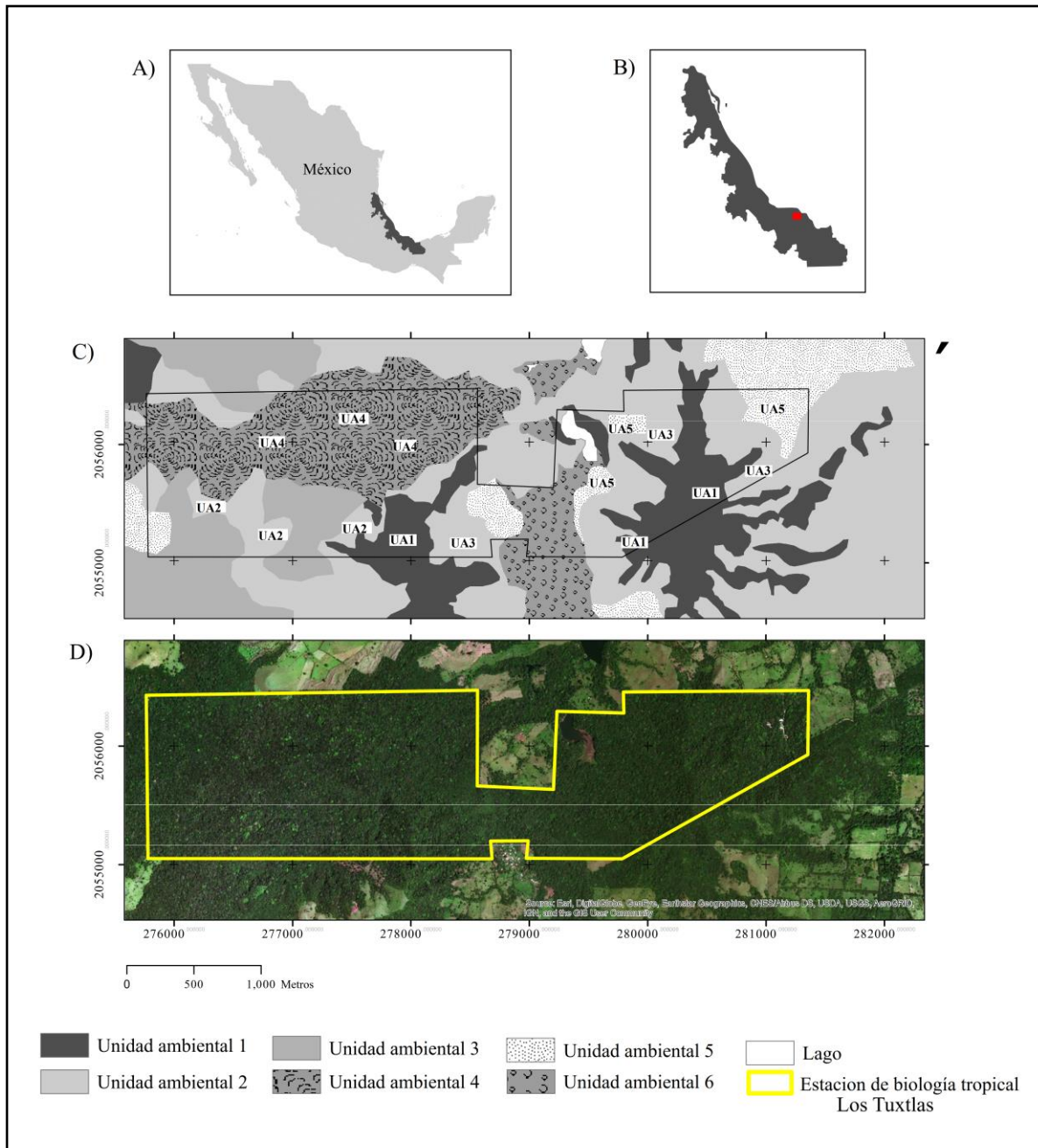


Figura 5. A) Localización del estado de Veracruz (área negra) en México. B) Localización de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (área roja) en el estado de Veracruz. C) Área de estudio y ubicación de las parcelas en las unidades ambientales (UAs) (Navarrete-Segueda, datos no publicados). D) Imagen satelital que muestra la cobertura y uso de suelo dentro y fuera de la estación (Fuente: Base map_Esri, DigitalGlobe, GeoEye).

En cada parcela se abrió una calicata hasta la profundidad fisiológica (Siebe *et al.*, 1996), para la descripción del perfil de suelo con base en Schoeneberger *et al.* (2012). Para cada perfil se estimó e interpretó la capacidad de retención de agua disponible para las plantas (dCC) por horizonte de acuerdo con AG-Bodenkunde (2005) y Siebe *et al.* (1996). La dCC integra la textura del suelo, el contenido de materia orgánica, la densidad aparente, el porcentaje de fragmentos gruesos y el espesor de cada horizonte. Además de la dCC, se seleccionaron la textura, la profundidad fisiológica y el porcentaje de fragmentos gruesos como indicadores del almacén de nutrientes y de la fertilidad de suelo (Bünemann *et al.*, 2018).

Muestreo de vegetación

En cada parcela de 20 × 50 m (0.1 ha) se registraron e identificaron todas las palmas con una altura mayor a 1 m o aquellas en floración o fructificación, debido a que algunas especies se reproducen antes de alcanzar esta altura, como *Reinhardtia gracilis* (H. Wendl.) Drude ex Dammer. Además, se censaron e identificaron, a nivel de especie, todos los árboles con un diámetro a la altura del pecho (DAP) (1.3 m) \geq 10 cm (Figura 6).



Figura 6. Medición del diámetro a la altura del pecho (DAP), para el registro de la comunidad arbórea, dentro de las parcelas delimitadas en cada unidad ambiental para el muestreo de palmas.
Foto: Navarrete-Segueda, 2019.

Análisis de datos

Se utilizó un análisis de componentes principales (PCA), para describir los principales gradientes del suelo y la topografía capturados por las UAs, así como para reducir el número y la colinealidad de las variables (Laurance *et al.*, 1999). El PCA se realizó después de la transformación logarítmica de los datos para homogeneizar las varianzas (Crawley, 2007).

Con los datos del número de individuos y de especies, se obtuvieron los valores medios de densidad (número de palmas y árboles en 0.1 ha), el número efectivo de diversidad de especies (0D) y el número de especies comunes (1D) para cada UA, siguiendo la propuesta de Jost (2006). A partir del DAP, se calculó la biomasa de las especies de árboles (t/0.1 ha) con la ecuación alométrica para el BTP (Brown, 1997). Usando el paquete ‘multcomp’ en R (R Core Team, 2018), se realizaron modelos lineales generalizados y múltiples comparaciones de medias para evaluar las diferencias en los componentes abióticos y bióticos, en la estructura y diversidad de árboles y en el ensamblaje de palmas entre UAs. Para evaluar los cambios en las especies dominantes entre UAs, se construyeron curvas de rango-abundancia de las especies, de acuerdo con Magurran (2013). Finalmente, se hizo un análisis de correspondencia canónica (CCA), para evaluar si había una asociación entre la distribución de la presencia y abundancia de las especies de palmas y la variación espacial de las variables abióticas y bióticas (Palmer, 1993). En este análisis, se incluyeron variables obtenidas del PCA y parámetros de la comunidad de árboles previamente seleccionados. Todos los análisis se realizaron con el software R (R Core Team, 2018).

RESULTADOS

Variación de componentes abióticos y bióticos en las unidades ambientales

Las UAs mostraron variación en los componentes abióticos (Cuadro 1). La pendiente presentó alta variación, lo cual se reflejó en unidades con relieve ligeramente ondulado ($< 11^\circ$; UA4 y UA5) hasta unidades con relieve abrupto ($> 30^\circ$; UA1). La elevación no mostró un patrón claro, ya que existen unidades con elevación similar, sin embargo, UA1 y UA2 difirieron al respecto. La unidad con suelos formados a partir de flujos de roca basáltica (UA4) presentó un contenido significativamente distinto de fragmentos gruesos ($> 80\%$), suelos de escasa profundidad fisiológica y baja dCC (Cuadro 1; Figura 7). En las demás unidades, debido a que los suelos se formaron a partir de ceniza volcánica, la profundidad fisiológica fue mayor y la presencia de fragmentos gruesos fue menor. No se registraron diferencias significativas en la abundancia, la biomasa y la diversidad arbórea entre las UAs (Cuadro 1).

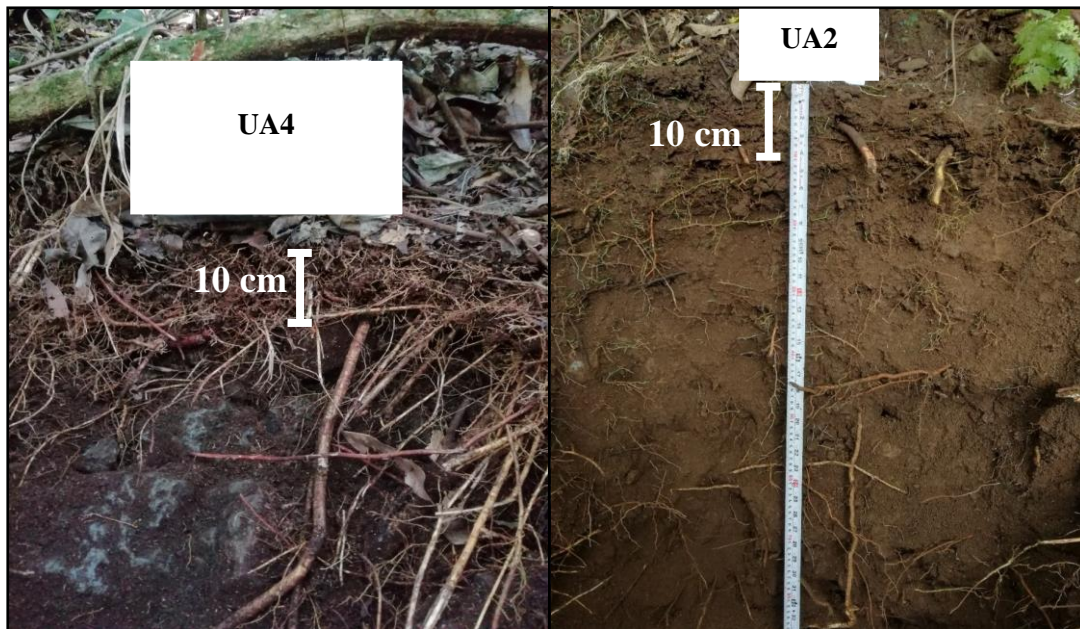


Figura 7. Profundidad fisiológica contrastante en dos perfiles de suelo de diferentes unidades ambientales (UAs). La marca indica los primeros 10 cm de profundidad de cada perfil de suelo. Foto: Navarrete-Segueda, 2019.

Cuadro 1. Cambios en los componentes abióticos y bióticos entre unidades ambientales (UAs) [promedio y error estándar (SE)]. Promedios con el mismo superíndice no son estadísticamente diferentes entre UAs. Abreviatura UA = Unidad ambiental.

Componentes	UA1	UA2	UA3	UA4	UA5
Abióticos					
Arcilla (%)	20.4(2.1) ^{ab}	22.0(1.2) ^a	28.6(5.1) ^a	11.7(1.7) ^b	26.7(3.3) ^a
Capacidad de retención de agua disponible para las plantas. (L m ²)	111.5(22.8) ^{cd}	77.7(13.5) ^b	106.4(32.2) ^c	4.0(0.6) ^a	88.7(14.7) ^{bc}
Elevación (m s.n.m.)	372.3(26.4) ^b	481.7(22.7) ^b	320.7(72.5) ^a	348.3(31.2) ^a	199.3(34.6) ^a
Fragmentos gruesos (%)	7.3(3.5) ^b	0.3(0.3) ^b	1.3(0.6) ^b	87.5(2.5) ^a	4.9(2.2) ^b
Orientación (°)	207.3(71.4) ^a	82.3(13.5) ^a	147.6(71.0) ^a	90.2(13.9) ^a	183.6(46.0) ^a
Pendiente (°)	30.3(3.3) ^c	13.0(1.7) ^a	19.0(2.5) ^b	7.7(1.5) ^a	10.3(0.9) ^a
Precipitación anual (mm)	4883.7(3.8) ^c	4715.7(15.3) ^a	4822.3(37.9) ^{bc}	4762.3(8.4) ^{ab}	4878.0(10.6) ^c
Profundidad fisiológica (cm)	48.7(5.4) ^c	74.3(14.8) ^b	55.7(12.3) ^c	18.7(2.4) ^a	51.7(1.7) ^c
Bióticos					
Abundancia de árboles (ind. / 0.1 ha)	53.0(13.2) ^a	44.7(5.7) ^a	44.0(4.4) ^a	38.3(4.7) ^a	41.0(1.5) ^a
Biomasa de árboles (t/0.1ha)	40.6(11.7) ^a	45.8(9.9) ^a	35.7(16.5) ^a	27.5(6.3) ^a	33.7(2.7) ^a
Riqueza de árboles (⁰ D)	23.0(2.1) ^a	27.3(3.8) ^a	24.0(0.6) ^a	20.0(3.0) ^a	24.7(1.8) ^a
Diversidad de especies de árboles comunes (¹ D)	18.0(0.1) ^a	22.0(3.8) ^a	20.5(1.0) ^a	14.5(2.5) ^a	19.8(1.5) ^a

El primer eje del PCA (35.5 % de la varianza), mostró un gradiente asociado con la capacidad de retención de agua disponible para las plantas y los fragmentos gruesos en el suelo (Figura 8; Cuadro 2). Este último atributo se relaciona con la UA4, mientras que en el extremo opuesto se localizan, principalmente, las UAs donde los suelos se formaron a partir de ceniza volcánica, tienen menor pedregosidad y mayor capacidad de almacenar agua (Cuadro 1). En el segundo eje (24.4 % varianza), las UAs se diferenciaron por un gradiente determinado por la elevación y la precipitación anual (Cuadro 2). En un extremo de este eje, se encuentran la UA5 y dos parcelas correspondientes a la UA3 (b y c), localizadas a baja elevación y con alta precipitación, separadas de las UAs con mayor elevación y menor precipitación (UA2 a y c; Figura 8; Cuadro 1).

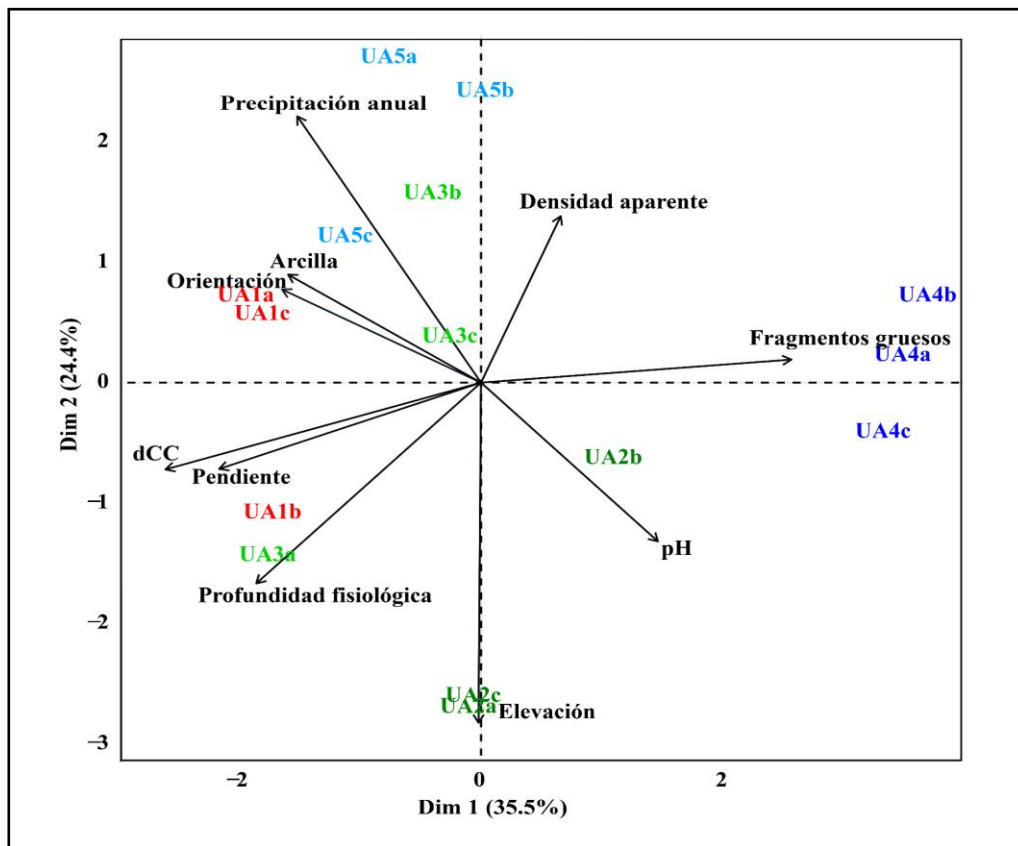


Figura 8. Análisis de componentes principales (PCA) de las cinco unidades ambientales (UAs) delimitadas en el estudio. Las letras a, b y c indican las parcelas de cada unidad ambiental (UA). Abreviatura dCC = Capacidad de retención de agua disponible para las plantas.

Cuadro 2. Propiedades del suelo y topografía que determinan los primeros dos ejes del análisis de componentes principales (PCA). Las variables están ordenadas de acuerdo con su nivel de significancia para el eje 1. Los niveles de significancia están basados en una correlación de Pearson de las propiedades del suelo y la topografía, con los ejes del PCA (^{ns} P > 0.05, * P < 0.05, ** P < 0.01, *** P < 0.001).

VARIABLES	EJE 1	EJE 2
Capacidad de retención de agua disponible para las plantas (L/m ²)	-0.8735***	-0.2416 ^{ns}
Fragmentos gruesos (%)	0.8591***	0.0641 ^{ns}
Pendiente (°)	-0.7248***	-0.2402 ^{ns}
Profundidad fisiológica (cm)	-0.6221**	-0.5588**
Orientación (°)	-0.5509**	0.2591 ^{ns}
Arcilla (%)	-0.5341**	0.3005 ^{ns}
Precipitación anual (mm)	-0.5086*	0.741***
Elevación (m s.n.m)	-0.0069 ^{ns}	-0.9464***
Densidad aparente (kg/dm ³)	0.2206 ^{ns}	0.4631 ^{ns}
Porcentaje acumulado de varianza explicada	35.49	59.94

Variación en el ensamblaje de palmas entre las unidades ambientales

Se registraron un total 10 especies de palmas y 2761 individuos. La especie más abundante en todas las UAs fue *A. mexicanum*. La segunda posición fue ocupada por distintas especies, ya que *C. alternans* lo fue en UA4 y UA5; *Chamaedorea ernesti-augusti* H. Wendl. en UA1 y UA3, y *R. gracilis* en UA2 (Figura 9). La abundancia de palmas fue significativamente diferente entre UAs ($F_{4,10} = 61.98$, $P < 0.000$; Figura 10). Este atributo fue mayor en UA4 y menor en UA2. Las UA2 y UA5 mostraron una riqueza (⁰D) ligeramente menor en comparación con las demás ($F_{4,10} = 5.33$, $P = 0.0239$; Figura 10). La diversidad de especies comunes (¹D) no fue significativamente diferente entre UAs ($F_{4,10} = 7.63$, $P = 0.153$; Figura 10).

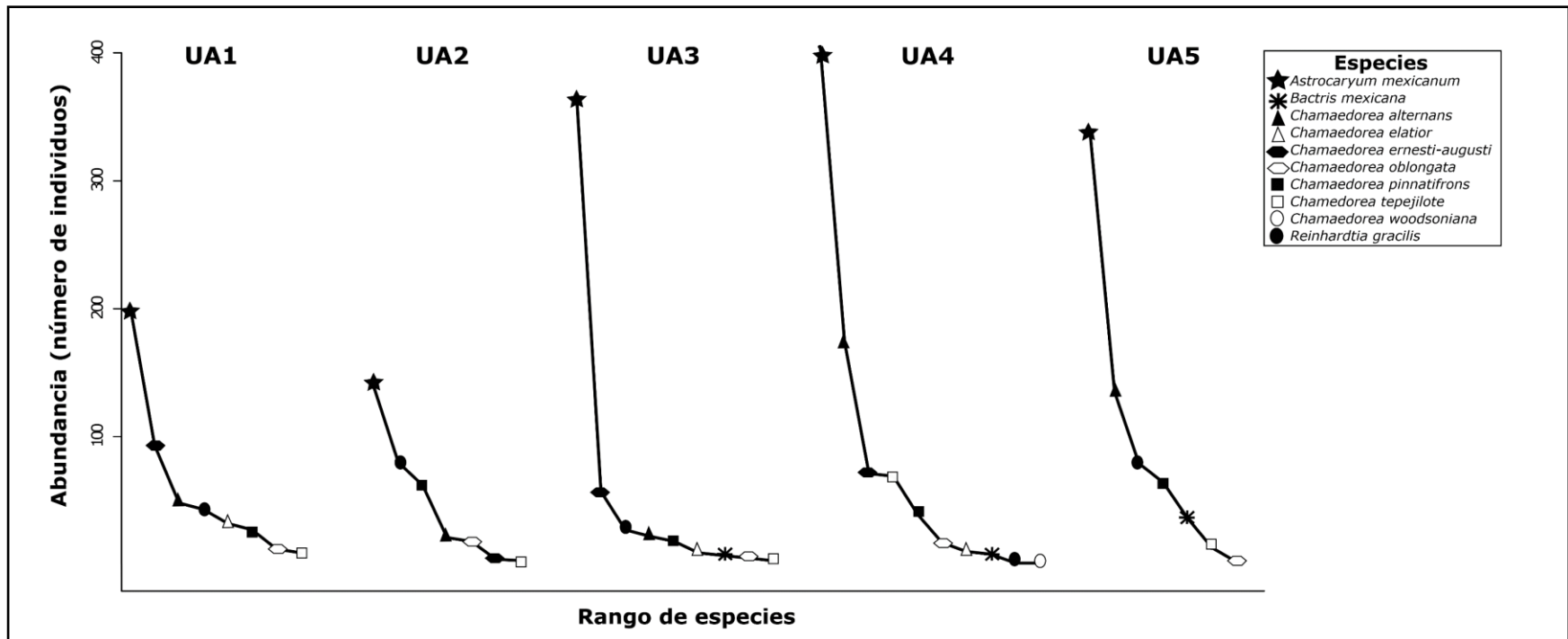


Figura 9. Curvas de rango-abundancia de las especies de palmas presentes en las unidades ambientales (UAs). Abreviatura UA = Unidad ambiental.

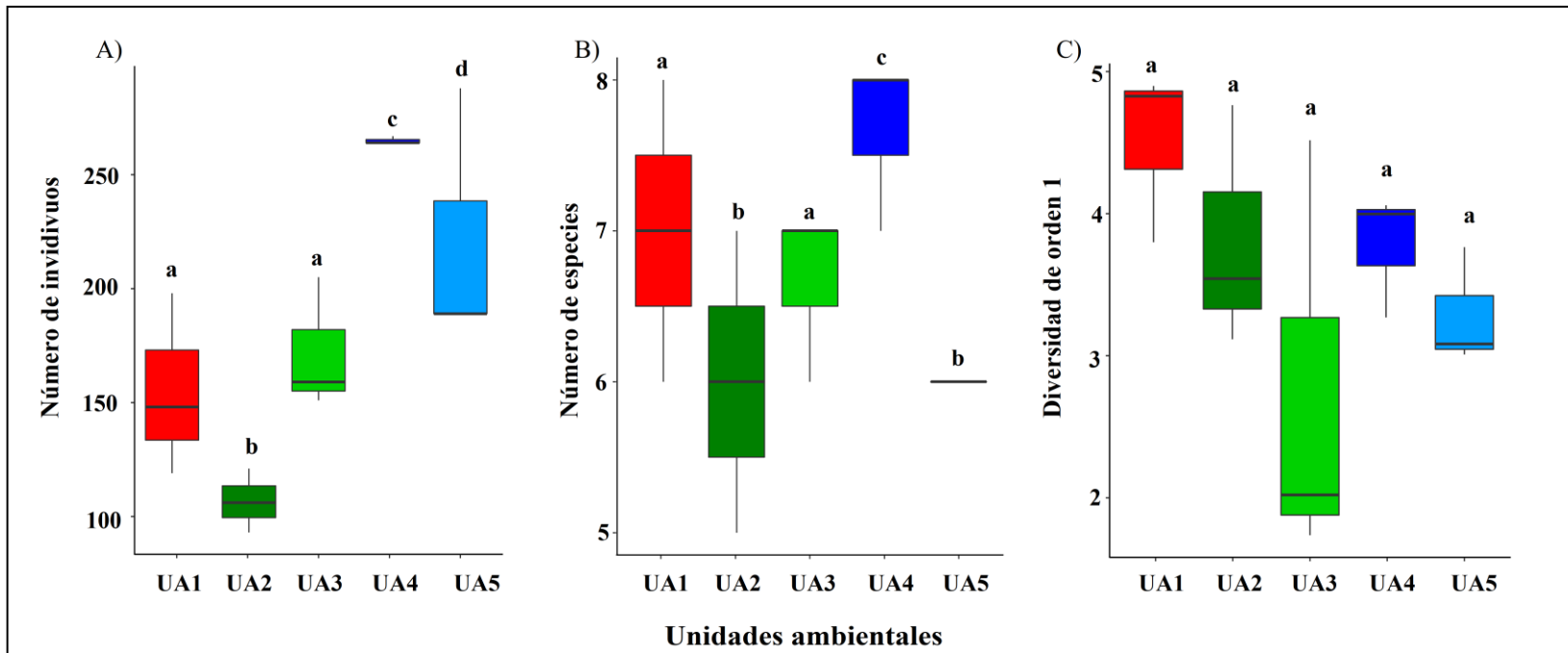


Figura 10. Abundancia (A), riqueza (B) y diversidad (C) de palmas en las distintas unidades ambientales (UAs). Letras diferentes denotan diferencias estadísticamente significativas entre UAs. Abreviatura UA = Unidad ambiental.

Composición y abundancia del ensamblaje de palmas bajo el contexto de la heterogeneidad ambiental

El análisis de ordenación de la presencia de especies de palmas, muestra dos ejes principales en el CCA, que explican el 42 % de la varianza total. En el primero ($P = 0.005$), las especies se distribuyen con base en la relación de la elevación-precipitación y la pendiente. En un extremo del eje se encontró a *Bactris mexicana* Mart., la cual se establece, principalmente, en unidades con menor elevación y relieve ligeramente ondulado (UA3 y UA5), mientras tanto, en el otro extremo se encontró a *C. elatior* Mart. y *C. ernesti-augusti*, que se establecen, preferencialmente, en la UA1, que tiene una elevación media y pendiente mayor a 30° (Figura 11a). El segundo eje ($P = 0.007$), separó a las especies con base en la cantidad de fragmentos gruesos en el suelo ($P = 0.005$), particularmente, *B. mexicana* y *C. elatior* se establecen en la UA4, que presenta una alta pedregosidad (Figura 11a).

La ordenación con base en la abundancia de las especies de palmas explica el 44 % de la varianza. En el primer eje ($P = 0.008$), se encuentran *C. elatior* y *C. ernesti-augusti*, que tuvieron mayor densidad de individuos en la UA1, en la que se registró una mayor abundancia de árboles y pendiente (Figura 11b). En el segundo eje ($P = 0.018$), se observó que las especies *C. alternans* y *C. tepejilote*, se relacionan con unidades donde la riqueza arbórea es menor y la cantidad de fragmentos gruesos en el suelo es mayor (principalmente en la UA4).

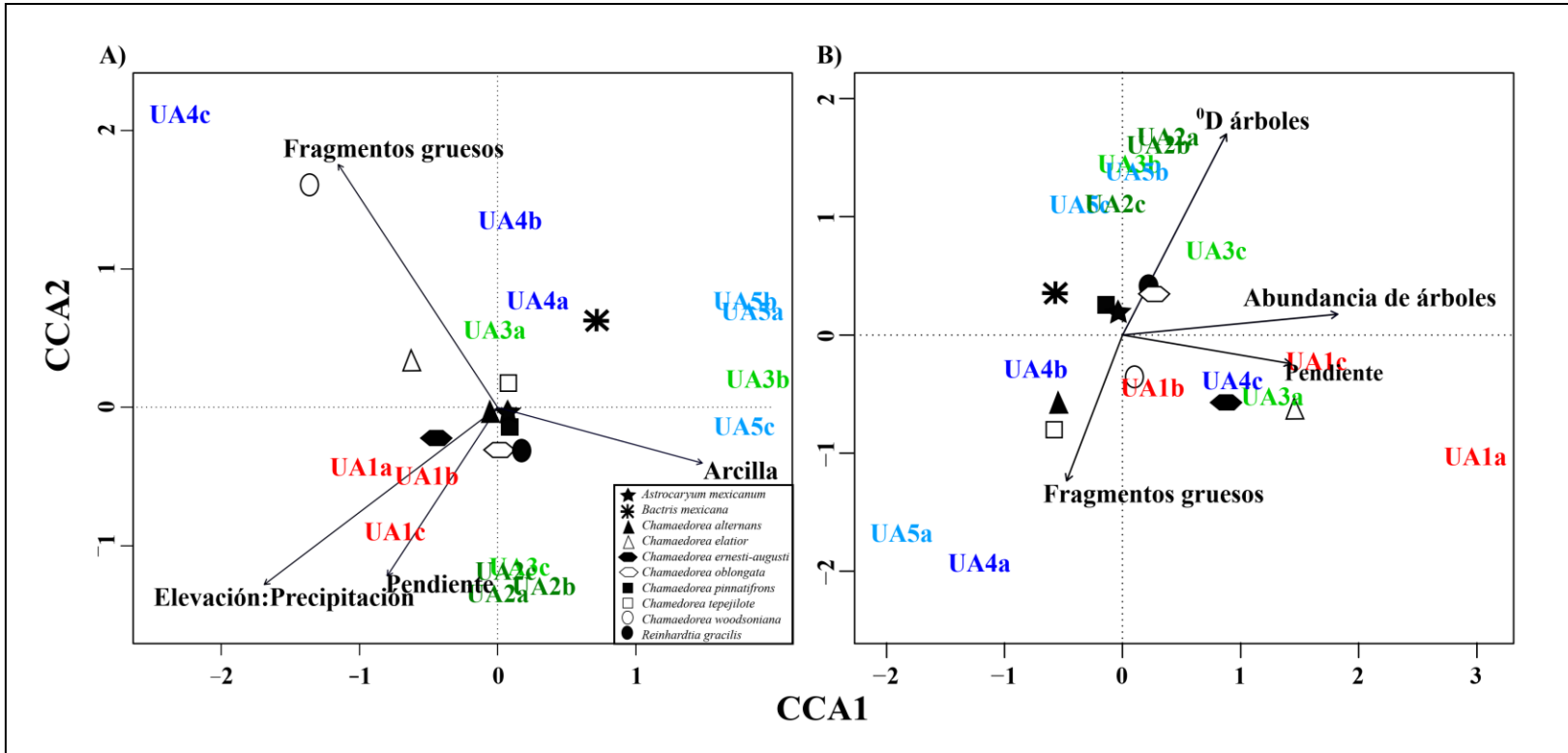


Figura 11. Análisis de correspondencia canónica (CCA) basado en la presencia (A) y la abundancia (B) de las especies del ensamblaje de palmas. Las letras a, b y c indican las parcelas correspondientes a cada unidad ambiental (UA).

DISCUSIÓN

Heterogeneidad del paisaje y unidades ambientales

Las UAs permitieron identificar la variación espacial de los componentes abióticos, particularmente se documentaron dos gradientes con respecto a: i) el contenido de fragmentos gruesos y la profundidad fisiológica en el suelo y ii) la relación entre la elevación y la precipitación. El primer gradiente es un indicador del almacén de agua y de nutrimentos en el suelo (Drobnik *et al.*, 2018; Shoji *et al.*, 1993), ya que separa suelos profundos, derivados de ceniza volcánica (UA1, UA2, UA3 y UA5), de suelos someros, formados a partir de basalto (UA4). Estos resultados son consistentes con Cámara-Leret *et al.* (2017) y Clark *et al.* (1995), que demuestran el efecto de estos componentes sobre la abundancia y la diversidad de palmas. El segundo gradiente prueba el efecto de la relación entre la elevación y la precipitación, en la distribución de la composición de palmas (*C. elatior* y *C. ernesti-augusti* en la UA2 y *B. mexicana* en la UA3 y UA5). El efecto de este último factor es reconocido a escalas más amplias (*e.g.*, latitudinal) (Bjorholm *et al.*, 2005), sin embargo, en los estudios de Perrigo *et al.* (2020) y de Svenning (2001a), se sugiere que, en paisajes con variación altitudinal significativa, incluso en pequeñas distancias como en el BTP analizado, se pueden presentar cambios en la precipitación. La variación en este factor climático es particularmente relevante en unidades con menor dCC (*e.g.*, la UA4), ya que se puede presentar estrés hídrico para las especies vegetales, en los meses en los que la evaporación excede a la precipitación.

Reguladores de la variación en el ensamblaje de palmas entre las unidades ambientales

Se confirmó una respuesta diferencial de las especies de palmas a la HA. La elevación, la precipitación y la pendiente fueron determinantes para la presencia de *B. mexicana* y *C. ernesti-augusti*. La primera especie se registró en unidades con elevación < 350 m s.n.m. y baja pendiente (UA3, UA4 y UA5), mientras que la segunda se registró en aquellas con elevación > 350 m s.n.m. y pendientes abruptas (UA1 y UA2). Por otra parte, *C. elatior* mostró afinidad a las UAs con mayor precipitación, pero con buen drenaje en el suelo, ya

sea debido a un bajo porcentaje de arcillas o a una alta pedregosidad (UA1 y UA4) (Figura 11a), lo que es consistente con Clark *et al.* (1995) y Muscarella *et al.* (2019), que reportan que la saturación hídrica es un factor regulador de la composición de especies en el BTP. Por el contrario, se registraron especies como *A. mexicanum*, *C. alternans* y *C. pinnatifrons* que parecen no mostrar relación con los componentes analizados, ya que fueron registradas en todas las UAs, además, de que fueron las más abundantes en el área de estudio (Figura 9). La abundancia de *A. mexicanum* en este BTP ha sido reportada en diversos estudios (Bongers *et al.*, 1988; Ek-Rodríguez, 2019; Hernández-Ruedas *et al.*, 2018; Ibarra-Manríquez, 1988; Popma *et al.*, 1988) y suele relacionarse con su alta capacidad de producir frutos ante disturbios, como la apertura de claros (Martínez-Ramos *et al.*, 2016). Respecto a *C. pinnatifrons*, la falta de respuesta a la variación en suelo-topografía contrasta con lo reportado por Svenning (2001a), quien encontró que su distribución se ve afectada por las condiciones del dosel y la profundidad del suelo.

Contrario a lo que se esperaba, la comunidad arbórea (componente biótico) no influyó en la composición de palmas registrada en las UAs. Este resultado sugiere que analizar únicamente la presencia de las especies, no permite visualizar procesos derivados de la dinámica entre las palmas y los árboles en el contexto de la HA, como puede ser la competencia por luz, agua disponible o nutrientes, que son factores que pueden influir en la coexistencia de especies en este BTP.

Al considerar la abundancia de las especies de palmas, se encontró que el número de individuos de *A. mexicanum*, *B. mexicana* y *C. pinnatifrons* disminuyó en la UA1, donde la abundancia de árboles fue más alta y el relieve fuertemente inclinado ($> 30^\circ$) (Figura 11b). Este resultado puede ser consecuencia del incremento de luz en estratos bajos del bosque, ya que de acuerdo con Clark *et al.* (1996) y Alves *et al.* (2010), en sitios con relieve abrupto, la incidencia lateral de luz puede ser equivalente a la que puede registrarse en los claros o bordes de la vegetación. El efecto de la relación densidad de árboles-relieve-luz podría limitar la abundancia de las especies de palmas con baja tolerancia a la exposición prologada a la luz, como es el caso de las especies mencionadas (Hernández-Ruedas *et al.*, 2018; Martínez-Ramos *et al.*, 2016). Otro efecto de la pendiente abrupta ($> 30^\circ$; UA1) sobre *A. mexicanum*, puede ser la disminución de sitios propicios para su germinación, ya que en el área de estudio, esta especie tiene frutos más grandes (4–6 cm de largo) que el

resto de los integrantes de Arecaceae (Cornejo-Tenorio *et al.*, 2019), por lo tanto, el relieve abrupto podría reducir la probabilidad de que sus frutos permanezcan en el suelo, al provocar que rueden con mayor facilidad, lo que eventualmente impediría la germinación de sus semillas en esta UA (Fenner y Thompson, 2005).

Por otra parte, la abundancia de los árboles, en interacción con la pendiente, tuvo efecto positivo sobre la abundancia de *C. elatior* y *C. ernesti-augusti*. No obstante, estos resultados deben ser interpretados con precaución, ya que el incremento en sus poblaciones podría estar relacionado con la disminución en la abundancia de *A. mexicanum* y *C. pinnatifrons* (Figura 11b), bajo el supuesto de que habría una menor competencia interespecífica por espacio y recursos. Esta relación sugiere que la variación espacial de las especies de palmas más abundantes, dentro del contexto de la HA, afecta la abundancia de otras especies de palmas en el bosque estudiado. Sin embargo, se requieren estudios que evalúen los efectos densodependientes en las poblaciones de este grupo de plantas, considerando la interacción densidad de árboles-relieve-luz.

En este estudio, se encontró que la unidad con mayor contenido de fragmentos gruesos en el suelo y el menor número de especies arbóreas (UA4), registró mayor abundancia de *C. alternans* y *C. tepejilote* (Figura 11b). Este resultado es consistente con lo reportado por Bacon y Bailey (2006), quienes registraron mayor abundancia de la última especie en unidades con suelos pedregosos. Ante las restricciones registradas en esta unidad (dCC y profundidad fisiológica bajos), se ha sugerido que las palmas son más eficientes en la asignación de recursos (Renninger *et al.*, 2013) y en la distribución de biomasa aérea y de raíces, como es el caso de *C. tepejilote* (Oyama y Dirzo, 1988). Esto puede representar una ventaja frente a especies que presentan raíces profundas, como los árboles (Figura 11b). Además, la asignación de biomasa en tallo y raíces se ha reportado como un importante indicador de interacciones competitivas ante factores restrictivos en el ambiente (Qi *et al.*, 2019).

Relaciones multifactoriales entre la heterogeneidad ambiental y su efecto en el ensamblaje de palmas a escala de paisaje

Los componentes abióticos regularon, simultáneamente, varios parámetros del ensamblaje de palmas. Acorde con lo esperado, la respuesta de las especies a cada factor, tanto abiótico como biótico, fue específica (Figura 12). El hecho de que la presencia de algunas especies respondiera solo a los componentes abióticos, puede sugerir la influencia de estos componentes en el éxito de la germinación, el establecimiento y el crecimiento de los individuos pre-reproductivos, debido a que estas etapas de su ciclo de vida se relacionan con la variación ambiental (Baldeck *et al.*, 2013; García *et al.*, 2016; Menezes *et al.*, 2017). No obstante, es importante mencionar que la composición de palmas también depende de procesos e interacciones bióticas (*e.g.*, dispersión de semillas, depredación de semillas, polinización), que operan a diferentes escalas. En este sentido, se requieren estudios para caracterizar de forma particular, a nivel poblacional, los patrones detectados en el BTP estudiado. La abundancia de palmas respondió a la comunidad arbórea en interacción con la pendiente y profundidad de suelo, esto sugiere la posibilidad de que estos componentes regulen la competencia por luz y agua, influyendo así, en la coexistencia de especies de plantas.

El presente estudio, sugiere que el filtrado ambiental es un proceso que influye sobre la composición y abundancia en las UAs, por lo que en futuras investigaciones debe evaluarse el ensamblaje vegetal desde una perspectiva funcional y filogenética, bajo el contexto de la HA. Los resultados también resaltan que los componentes de la HA tienen efectos específicos sobre el ensamblaje de palmas; sin embargo, la falta de información sobre las respuestas fisiológicas de cada especie, ante los filtros ambientales, es una limitante para establecer relaciones claras (Martínez-Ramos y Oyama, 1998; Pérez-Portilla y Geissert-Kientz, 2004). Finalmente, los resultados concuerdan con el estudio de Pausas y Austin (2001), al demostrar que el entendimiento de los patrones espaciales de la comunidad vegetal, bajo el contexto de la HA, requiere el análisis de gradientes multivariados.

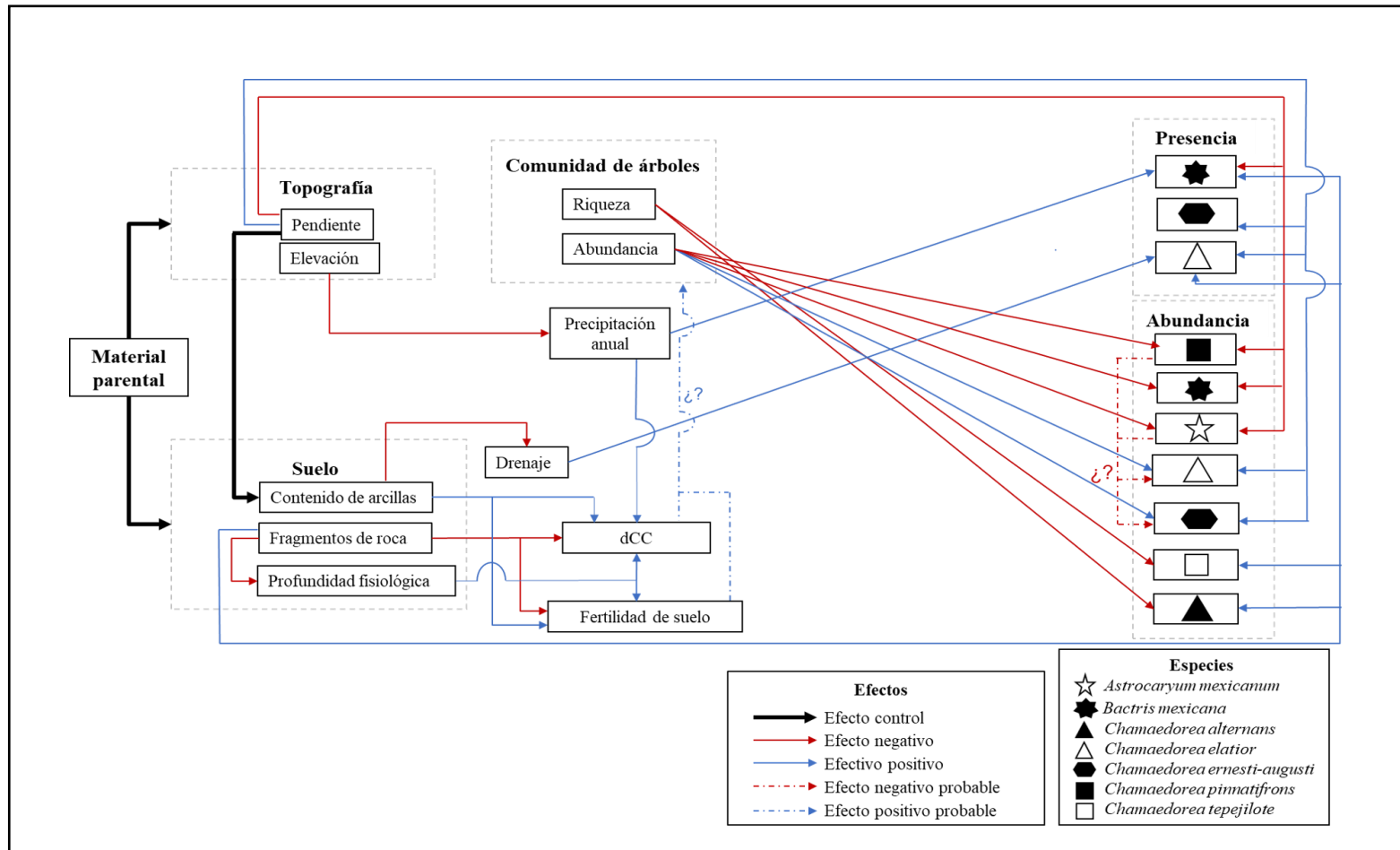


Figura 12. Efectos multifactoriales de la heterogeneidad ambiental en la presencia y abundancia de las especies del ensamblaje de palmas encontrados en la zona de estudio. El suelo y la topografía son regulados por el material parental (efecto control). Los efectos obtenidos por el análisis de correspondencia canónica (CCA) son indicados por las flechas de color. Los efectos probables son indicados por las flechas punteadas y signos de interrogación. Abreviatura dCC = Capacidad de retención de agua disponible para las plantas.

CONCLUSIONES

La delimitación de UAs, con base en criterios geopedológicos, permitió identificar la HA en la EBT, la cual está determinada por variaciones de pendiente, de disponibilidad de agua y de fertilidad del suelo, así como por las variaciones de elevación y precipitación a escala del paisaje. Del mismo modo, estas UAs permitieron identificar la variación de la composición y la abundancia del ensamblaje de palmas.

Mediante el enfoque utilizado, se logró comprobar el efecto de la HA en la presencia y abundancia de las especies de palmas. La respuesta de las especies fue específica y diferencial en su presencia y su abundancia.

Los componentes que regularon la presencia de palmas fueron la elevación, la precipitación, la pendiente y el drenaje, ya sea por baja cantidad de arcillas o por alto contenido de rocas. Las especies que respondieron a la variación espacial de los componentes abióticos mencionados fueron *B. mexicana*, *C. elatior* y *C. ernesti-augusti*, mientras que *A. mexicanum*, *C. alternans* y *C. pinnatifrons*, parecen no mostrar relación a los componentes analizados. La comunidad de árboles no mostró efecto en este parámetro del ensamblaje de palmas.

Al considerar la abundancia de las especies de palmas, éstas respondieron a la interacción de los componentes abióticos y bióticos, pero el efecto de los componentes bióticos no fue solo negativo. Las especies que respondieron fueron *A. mexicanum*, *B. mexicana* y *C. pinnatifrons*, ya que disminuyeron con un mayor número de árboles y mayor pendiente, contrario a *C. elatior* y *C. ernesti-augusti*, que mostraron una respuesta positiva a dichos componentes. Por otra parte, *C. tepejilote* y *C. alternans* se asociaron con la unidad con menor riqueza de árboles y mayor pedregosidad.

Este estudio demuestra que la integración sistemática de los componentes abióticos y bióticos, mediante la delimitación de unidades geopedológicas, permite, desde el análisis multifactorial, abordar el efecto de la HA en la composición y abundancia de las especies que conforman el ensamblaje de palmas, así como identificar posibles relaciones, a escala de paisaje, en los BTPs.

IMPLICACIONES DEL ESTUDIO

Los resultados obtenidos son relevantes para entender la distribución de especies en ambientes altamente heterogéneos, ya que permiten obtener una aproximación a la respuesta de los organismos, en su diversidad y abundancia, ante cambios en su ambiente. El estudio mostró que la relación elevación-precipitación tiene efecto sobre la vegetación, incluso en distancias relativamente pequeñas, lo que resalta la importancia de profundizar en las consecuencias del cambio climático a escala de paisaje.

La información generada es particularmente importante para el bosque de Los Tuxtlas, ya que se localiza en una región que presenta un alto grado de deforestación y degradación (Bonilla-Moheno y Aide, 2020). Además, las palmas constituyen uno de sus componentes bióticos más importantes (Ek-Rodríguez, 2019; Ibarra-Manríquez *et al.*, 1997).

Adicionalmente, en el presente estudio, se prueba que el enfoque utilizado puede ser aplicado en el análisis de conflictos y planificación del uso de suelo, ya que a través de la delimitación de UAs es posible abordar las relaciones multifactoriales dentro del paisaje de forma espacialmente explícita, además, tiene el potencial de integrar aspectos sociales (Zinck *et al.*, 2016).

Para las ciencias ambientales, contar con este tipo de enfoques y metodologías, que consideran la interacción de los múltiples componentes del paisaje, es fundamental para generar información ambiental integral, que sea útil en la toma de decisiones sobre el manejo de sistemas socioecológicos.

REFERENCIAS

- AG-Bodenkunde, 2005. Ad-hoc-Arbeitsgruppe boden: Bodenkundliche kartieranleitung, 5th ed. Bundesanstalt für geowissenschaften und rohstoffe in zusammenarbeit mit den staatlichen geologischen diensten, Hannover, Alemania.
- Ali, A., Lin, S.-L., He, J.-K., Kong, F.-M., Yu, J.-H., Jiang, H.-S., 2019a. Climate and soils determine aboveground biomass indirectly via species diversity and stand structural complexity in tropical forests. *For. Ecol. Manage.* 432, 823–831. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.10.024>
- Ali, A., Lin, S.-L., He, J.-K., Kong, F.-M., Yu, J.-H., Jiang, H.-S., 2019b. Elucidating space, climate, edaphic, and biodiversity effects on aboveground biomass in tropical forests. *L. Degrad. Dev.* 30, 918–927. <https://doi.org/10.1002/ldr.3278>
- Alves, L.F., Vieira, S.A., Scaranello, M.A., Camargo, P.B., Santos, F.A.M., Joly, C.A., Martinelli, L.A., 2010. Forest structure and live aboveground biomass variation along an elevational gradient of tropical Atlantic moist forest (Brazil). *For. Ecol. Manage.* 260, 679–691. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.05.023>
- Bacon, C.D., Bailey, C.D., 2006. Taxonomy and conservation: A case study from *Chamaedorea alternans*. *Ann. Bot.* 98, 755–763. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl158>
- Baldeck, C.A., Harms, K.E., Yavitt, J.B., John, R., Turner, B.L., Valencia, R., Navarrete, H., Davies, S.J., Chuyong, G.B., Kenfack, D., Thomas, D.W., Madawala, S., Gunatilleke, N., Gunatilleke, S., Bunyavejchewin, S., Kiratiprayoon, S., Yaacob, A., Supardi, M.N.N., Dalling, J.W., 2013. Soil resources and topography shape local tree community structure in tropical forests. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 280, 20130548. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2532>
- Bennett, A.C., Penman, T.D., Arndt, S.K., Roxburgh, S.H., Bennett, L.T., 2020. Climate more important than soils for predicting forest biomass at the continental scale. *Ecography.* *ecog.05180*. <https://doi.org/10.1111/ecog.05180>
- Bjorholm, S., Svenning, J.-C., Skov, F., Balslev, H., 2005. Environmental and spatial controls of palm (Arecaceae) species richness across the Americas. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 14, 423–429. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822x.2005.00167.x>

- Bongers, F., Popma, J., Meave del Castillo, J., Carabias, J., 1988. Structure and floristic composition of the lowly rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* 74, 55–80. <https://doi.org/https://www.jstor.org/stable/20038248>
- Bonilla-Moheno, M., Aide, T.M., 2020. Beyond deforestation: Land cover transitions in Mexico. *Agric. Syst.* 178, 102734. <https://doi.org/10.1016/j.agsy.2019.102734>
- Boukili, V.K., Chazdon, R.L., 2017. Environmental filtering, local site factors and landscape context drive changes in functional trait composition during tropical forest succession. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 24, 37–47. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2016.11.003>
- Brown, C., Burslem, D.F.R.P., Illian, J.B., Bao, L., Brockelman, W., Cao, M., Chang, L.W., Dattaraja, H.S., Davies, S., Gunatilleke, C.V.S., Gunatilleke, I.A.U.N., Huang, J., Kassim, A.R., LaFrankie, J. V., Lian, J., Lin, L., Ma, K., Mi, X., Nathalang, A., Noor, S., Ong, P., Sukumar, R., Su, S.H., Sun, I.F., Suresh, H.S., Tan, S., Thompson, J., Uriarte, M., Valencia, R., Yap, S.L., Ye, W., Law, R., 2013. Multispecies coexistence of trees in tropical forests: Spatial signals of topographic niche differentiation increase with environmental heterogeneity. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 280, 20130502. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.0502>
- Brown, S., 1997. Estimating biomass and biomass change of tropical forests: A primer, FAO Forestry Paper. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy.
- Bünemann, E.K., Bongiorno, G., Bai, Z., Creamer, R.E., De Deyn, G., de Goede, R., Flesskens, L., Geissen, V., Kuyper, T.W., Mäder, P., Pulleman, M., Sukkel, W., van Groenigen, J.W., Brussaard, L., 2018. Soil quality – A critical review. *Soil Biol. Biochem.* 120, 105–125. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.01.030>
- Cámara-Leret, R., Tuomisto, H., Ruokolainen, K., Balslev, H., Kristiansen, M., 2017. Modelling responses of western Amazonian palms to soil nutrients. *J. Ecol.* 105, 367–381. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12708>
- Cavender-Bares, J., Kozak, K.H., Fine, P.V.A., Kembel, S.W., 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecol. Lett.* 12, 693–715. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x>

- Chapin III, F.S., 2003. Effects of plant traits on ecosystem and regional processes: A conceptual framework for predicting the consequences of global change. *Ann. Bot.* 91, 455–463.
- Chapin III, F.S., Matson, P.A., Vitousek, P., 2011. *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer Science & Business Media, New York, United States of America.
- Chave, J., Muller-Landau, H.C., Levin, S.A., 2002. Comparing classical community models: Theoretical consequences for patterns of diversity. *Am. Nat.* 159, 1–23. <https://doi.org/10.1086/324112>
- Clark, D.A., Clark, D.B., Sandoval, R.M., Castro, M.V.C., 1995. Edaphic and human effects on landscape-scale distributions of tropical rain forest palms. *Ecology* 76, 2581–2594. <https://doi.org/10.2307/2265829>
- Clark, D.B., Clark, D.A., Rich, P.M., Weiss, S., Oberbauer, S.F., 1996. Landscape-scale evaluation of understory light and canopy structures: Methods and application in a neotropical lowly rain forest. *Can. J. For. Res.* 26, 747–757. <https://doi.org/10.1139/x26-084>
- Clark, D.B., Palmer, M.W., Clark, D.A., 1999. Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology* 80, 2662–2675. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[2662:EFATLS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[2662:EFATLS]2.0.CO;2)
- Cornejo-Tenorio, G., Ibarra-Manríquez, G., Sinaca-Colin, S., 2019. *Flora de Los Tuxtlas. Guía ilustrada*. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.
- Couvreur, T.L., Forest, F., Baker, W.J., 2011. Origin and global diversification patterns of tropical rain forests: Inferences from a complete genus-level phylogeny of palms. *BMC Biol.* 9, 44. <https://doi.org/10.1186/1741-7007-9-44>
- Crawley, M.J., 2007. *The R Book*. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, United Kingdom. <https://doi.org/10.1002/9780470515075>
- Dalling, J.W., Heineman, K., González, G., Ostertag, R., 2016. Geographic, environmental and biotic sources of variation in the nutrient relations of tropical montane forests. *J. Trop. Ecol.* 32, 368–383. <https://doi.org/10.1017/S0266467415000619>
- Denslow, J.S., Chaverri S., L.G., Vargas R., O., 2019. Patterns in a species-rich tropical understory plant community. *Biotropica* 51, 664–673.

<https://doi.org/10.1111/btp.12704>

- Drobnik, T., Greiner, L., Keller, A., Grêt-Regamey, A., 2018. Soil quality indicators—From soil functions to ecosystem services. *Ecol. Indic.* 94, 151–169. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.06.052>
- Eiserhardt, W.L., Svenning, J.-C., Kissling, W.D., Balslev, H., 2011. Geographical ecology of the palms (Arecaceae): Determinants of diversity and distributions across spatial scales. *Ann. Bot.* 108, 1391–1416. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr146>
- Ek-Rodríguez, I.L., 2019. Composición, estructura y diversidad de una hectárea de bosque tropical húmedo en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz, México. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Erskine, P.D., Lamb, D., Bristow, M., 2006. Tree species diversity and ecosystem function: Can tropical multi-species plantations generate greater productivity? *For. Ecol. Manage.* 233, 205–210. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.05.013>
- Fenner, M., Thompson, K., 2005. The ecology of seeds. Cambridge University Press, Nueva York, United States of America.
- García, D., Carlo, T.A., Martínez, D., 2016. Differential effect of landscape structure on the large-scale dispersal of co-occurring bird-dispersed trees. *Basic Appl. Ecol.* 17, 428–437. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2016.01.003>
- García, E., 2004. Modificaciones al sistema climático de Köppen. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.
- Geissert, D., 2004. La Geomorfología, in: Guevara, S., Laborde, J., Sánchez-Ríos, G. (Eds.), Los Tuxtlas. El Paisaje de La Sierra. Instituto de Ecología, Xalapa, México.
- Gentry, A.H., 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75, 1–34. <https://doi.org/10.2307/2399464>
- Gibbs, H.K., Ruesch, A.S., Achard, F., Clayton, M.K., Holmgren, P., Ramankutty, N., Foley, J.A., 2010. Tropical forests were the primary sources of new agricultural land in the 1980s and 1990s. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 107, 16732–16737. <https://doi.org/10.1073/pnas.0910275107>
- Hernández-Ruedas, M.A., Arroyo-Rodríguez, V., Morante-Filho, J.C., Meave, J.A., Martínez-Ramos, M., 2018. Fragmentation and matrix contrast favor understory

- plants through negative cascading effects on a strong competitor palm. *Ecol. Appl.* 28, 1546–1553. <https://doi.org/10.1002/eap.1740>
- Huston, M., 1980. Soil nutrients and tree species richness in Costa Rica forests. *J. Biogeogr.* 7, 147-157. <https://doi.org/10.2307/2844707>
- Ibarra-Manríquez, G., 1988. The palms of a tropical rain forest in Veracruz, México. *Principes* 32, 147–155.
- Ibarra-Manríquez, G., Martínez-Ramos, M., Dirzo, R., Nuñez-Farfán, J., 1997. La Vegetación, en: Dirzo, R., González, E., Vogt, R. (Eds.), *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía), 2011. Conjunto de datos vectoriales de información topográfica E15A63.
- Jenny, H., 1941. *Factors of soil formation: A system of quantitative pedology*. McGraw-Hill Book Company, Inc., Berkeley.
- John, R., Dalling, J.W., Harms, K.E., Yavitt, J.B., Stallard, R.F., Mirabello, M., Hubbell, S.P., Valencia, R., Navarrete, H., Vallejo, M., Foster, R.B., 2007. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104, 864–869. <https://doi.org/10.1073/pnas.0604666104>
- Jost, L., 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113, 363–375. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x>
- Keddy, P.A., 1992. Assembly and response rules: Two goals for predictive community ecology. *J. Veg. Sci.* 3, 157–164. <https://doi.org/10.2307/3235676>
- Kristiansen, T., Svenning, J.-C., Eiserhardt, W.L., Pedersen, D., Brix, H., Munch Kristiansen, S., Knadel, M., Grández, C., Balslev, H., 2012. Environment versus dispersal in the assembly of western Amazonian palm communities. *J. Biogeogr.* 39, 1318–1332. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2012.02689.x>
- Laurance, W.F., Fearnside, P.M., Laurance, S.G., Delamonica, P., Lovejoy, T.E., Rankin-de Merona, J.M., Chambers, J.Q., Gascon, C., 1999. Relationship between soils and Amazon forest biomass: A landscape-scale study. *For. Ecol. Manage.* 118, 127–138. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00494-0](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00494-0)

- Lundholm, J.T., 2009. Plant species diversity and environmental heterogeneity: Spatial scale and competing hypotheses. *J. Veg. Sci.* 20, 377–391. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.05577.x>
- MacMillan, R.A., Shary, P., 2009. Landforms and landform elements in geomorphometry, in: Hengl, T., Reuter, H.I. (Eds.), *Geomorphometry: Concepts, Software, Applications*. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands, pp. 227–254. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0166-2481\(08\)00009-3](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0166-2481(08)00009-3)
- Magurran, A.E., 2013. *Measuring biological diversity*. John Wiley & Sons.
- Martínez-Ramos, M., Oyama, K., 1998. Investigaciones sobre recursos no maderables de México: Biología evolutiva y conservación de género *Chamaedorea*: Proyecto B024.
- Martínez-Ramos, M., Ortiz-Rodríguez, I.A., Piñero, D., Dirzo, R., Sarukhán, J., 2016. Anthropogenic disturbances jeopardize biodiversity conservation within tropical rainforest reserves. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 113, 5323–5328. <https://doi.org/10.1073/pnas.1602893113>
- Menezes, T.G.C., Rodal, M.J.N., de Lima, A.L.A., Lima, L.R., Pinto, M.A.D.S.C., de Melo, A.L., 2017. Do seedling functional groups reflect ecological strategies of woody plant species in Caatinga? *Acta Bot. Brasilica* 32, 20–27. <https://doi.org/10.1590/0102-33062017abb0198>
- Muscarella, R., Bacon, C.D., Faurby, S., Antonelli, A., Kristiansen, S.M., Svenning, J.-C., Balslev, H., 2019. Soil fertility and flood regime are correlated with phylogenetic structure of Amazonian palm communities. *Ann. Bot.* 123, 641–655. <https://doi.org/10.1093/aob/mcy196>
- Navarrete-Segueda, A., Martínez-Ramos, M., Ibarra-Manríquez, G., Vázquez-Selem, L., Siebe, C., 2018. Variation of main terrestrial carbon stocks at the landscape-scale are shaped by soil in a tropical rainforest. *Geoderma* 313, 57–68. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.10.023>
- Nelson, S., Gonzalez-Caver, E., 1992. Geology and K-Ar dating of the Tuxtla Volcanic Field, Veracruz, Mexico. *Volcanology* 55, 85–96. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/BF00301122>

- Oyama, K., Dirzo, R., 1988. Biomass allocation in the dioecious tropical palm *Chamaedorea tepejilote* and its life history consequences. *Plant Species Biol.* 3, 27–33. <https://doi.org/10.1111/j.1442-1984.1988.tb00168.x>
- Palmer, M.W., 1993. Putting things in even better order: The advantages of Canonical Correspondence Analysis. *Ecology* 74, 2215–2230. <https://doi.org/10.2307/1939575>
- Pausas, J.G., Austin, M.P., 2001. Patterns of plant species richness in relation to different environments: An appraisal. *J. Veg. Sci.* 12, 153–166. <https://doi.org/10.2307/3236601>
- Pérez-Portilla, E., Geissert-Kientz, D., 2004. Distribución potencial de palma camedor (*Chamaedorea elegans* Mart.) en el estado de Veracruz, México. *Rev. Chapingo Ser. Hortic.* 10, 247–252.
- Perrigo, A., Hoorn, C., Antonelli, A., 2020. Why mountains matter for biodiversity. *J. Biogeogr.* 47, 315–325. <https://doi.org/10.1111/jbi.13731>
- Popma, J., Bongers, F., Meave del Castillo, J., 1988. Patterns in the vertical structure of the tropical lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* 74, 81–91.
- Qi, Y., Wei, W., Chen, C., Chen, L., 2019. Plant root-shoot biomass allocation over diverse biomes: A global synthesis. *Glob. Ecol. Conserv.* 18, e00606. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00606>
- R Core Team, 2018. R: A language and environment for statistical computing.
- Renninger, H.J., McCulloh, K.A., Phillips, N., 2013. A comparison of the hydraulic efficiency of a palm species (*Iriartea deltoidea*) with other wood types. *Tree Physiol.* 33, 152–160. <https://doi.org/10.1093/treephys/tps123>
- Rodrigues, L.F., Cintra, R., Castilho, C.V., de Sousa Pereira, O., Pimentel, T.P., 2014. Influences of forest structure and landscape features on spatial variation in species composition in a palm community in central Amazonia. *J. Trop. Ecol.* 30, 565–578. <https://doi.org/10.1017/S0266467414000431>
- Schoeneberger, P.J., Wysocki, D.A., Benham, E.C., Soil Survey Staff (SSS), 2012. Fieldbook for describing and sampling soils, 3rd ed. Natural Resources Conservation Service, National Soil Survey Center, Lincoln, United States of America.

- SMN (Servicio Meteorológico Nacional), 2010. Información Climatológica por estado [documento en línea]. Serv. Meteorológico Nac. URL <https://smn.cna.gob.mx/es/informacion-climatologica-por-estado?estado=ver> (acceso 3.25.19).
- Shoji, S., Nanzyo, M., Dahlgren, R.A., 1993. Volcanic ash soils: Genesis, properties and utilization. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Siebe, C., Jahn, R., Stahr, K., 1996. Manual para la descripción y evaluación ecológica de suelos en el campo. Sociedad Mexicana de la Ciencia del Suelo. Publicación Especial N° 4, Chapingo, México.
- Sollins, P., 1998. Factors influencing species composition in Tropical Lowly Rain Forest: Does soil matter? *Ecology* 79, 23–30. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[0023:FISCIT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[0023:FISCIT]2.0.CO;2)
- Stein, A., Kreft, H., 2014. Terminology and quantification of environmental heterogeneity in species-richness research. *Biol. Rev.* 90, 815–836. <https://doi.org/10.1111/brv.12135>
- Stroud, J.T., Thompson, M.E., 2019. Looking to the past to understand the future of tropical conservation: The importance of collecting basic data. *Biotropica* 51, 293–299. <https://doi.org/10.1111/btp.12665>
- Svenning, J.-C., 2001a. Environmental heterogeneity, recruitment limitation and the mesoscale distribution of palms in a tropical montane rain forest (Maquipucuna, Ecuador). *J. Trop. Ecol.* 17, 97–113. <https://doi.org/10.1017/S0266467401001067>
- Svenning, J.-C., 2001b. On the role of microenvironmental heterogeneity in the ecology and diversification of neotropical rain-forest palms (Arecaceae). *Bot. Rev.* 67, 1–53. <https://doi.org/10.1007/BF02857848>
- Tylianakis, J.M., Didham, R.K., Bascompte, J., Wardle, D.A., 2008. Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecol. Lett.* 11, 1351–1363. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01250.x>
- Verma, S.P., Salazar-V, A., Negendank, J.F.W., Milán, M., Navarro-L, I., Besch, T., 1993. Características petrográficas y geoquímicas de elementos mayores del Campo Volcánico de Los Tuxtlas. *Geofísica Int.* 32, 237–248. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.22201/igeof.00167169p.1993.32.2.558>

- Wright, S.J., 2002. Plant diversity in tropical forests: A review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/s004420100809>
- Zinck, J.A., 1988. *Physiography and soils. Lecture notes*. International Institute for Aerospace Survey and Earth Sciences (ITC), Enschede, The Netherlands.
- Zinck, J.A., 2012. *Geopedología. Elementos de geomorfología para estudios de suelos y de riesgos naturales*. Faculty of Geo-Information Science and Earth Observation, Enschede, The Netherlands.
- Zinck, J.A., Metternicht, G., Bocco, G., Del Valle, H.F., 2016. *Geopedology: An integration of geomorphology and pedology for soil and landscape studies*. Springer International Publishing, Cham, Germany. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-19159-1>
- Zonneveld, I.S., 1989. The land unit -A fundamental concept in landscape ecology, and its applications. *Landsc. Ecol.* 3, 67–86. <https://doi.org/10.1007/BF00131171>